

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

publiées sous la direction
de Prof. Ray. BOUILLENNE.

1. Ray. BOUILLENNE. Ma mission en Malaisie.
2. Ray. BOUILLENNE et F. WENT. Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures.

Première partie

Ray. BOUILLENNE. Néoformation de racines sur hypocotyles chez les plantules de *Impatiens balsamina*.

Deuxième partie

F. WENT. Néoformation de racines sur tiges d'*Acalypha*.

Troisième partie

Ray. BOUILLENNE et F. WENT. Discussion des résultats obtenus dans les expériences de néoformation radiculaires chez *Impatiens balsamina* et *Acalypha*.

LIÉGE
Georges THONE, Éditeur

—
1933

Ma Mission en Malaisie

C'est ce titre que M. Bouillenne avait donné à la conférence qu'il a faite, le 25 février 1933, à la Fondation Universitaire.

En quelques mots le D^r Depage avait présenté M. Bouillenne aux autres Alumni et à la nombreuse assistance.

Dès le début, M. Bouillenne, tout en remerciant le Cercle de son invitation, gronde aimablement le président de l'amical guet-apens qu'il lui a tendu en le mettant en face d'une assemblée aussi brillante et aussi nombreuse. Il prie le public d'excuser d'avance un exposé sans prétention.

* * *

Le ministère des Colonies, continuant sa politique fort intéressante d'enquête coloniale, après avoir organisé dans ces dernières années plusieurs missions agronomiques très réussies dans les Indes Néerlandaises, m'a chargé, en 1931, comme universitaire et botaniste, d'une mission d'information scientifique générale, à Java et à Sumatra.

M^{me} Bouillenne a bien voulu accepter les fatigues et les imprévus d'un voyage lointain et m'a accompagné en qualité de spécialiste en chimie biologique.

Il s'agissait pour nous d'éclaircir les rapports entre les Universités de Hollande et les laboratoires de recherches (*proefstations*) établis dans les Indes, parmi les plantations européennes et indigènes, ainsi que les problèmes posés par la grande culture.

Il s'agissait, en outre, à des titres plus personnels, de profiter de l'heureuse fortune de reprendre contact avec les flores équatoriales que j'avais connues au Brésil et en Amazonie, pour tenter de résoudre certaines questions importantes qui me tenaient à cœur, dans le domaine de la physiologie et de la géographie botaniques.

du XIX^e siècle, époque où ce trust, la *Compagnie des Indes*, ruiné par la paresse de ses chefs, leur incompétence et leurs vices, fut racheté par le Gouvernement qui accepta de payer les dettes considérables accumulées.

Ce n'est en somme que depuis une cinquantaine d'années que la colonie est dirigée et organisée pour d'autres buts que la recherche directe des bénéfices. Depuis un demi-siècle seulement, l'administration et la justice sont établies sur des bases régulières, l'agriculture orientée vers des principes d'amélioration continue grâce au contrôle scientifique des laboratoires de recherche.

Ces dispositions élevèrent Java au rang d'une province de la Néerlande et en font aujourd'hui le premier pays agricole du monde.

Évidemment, cette conclusion ne s'applique qu'aux îles de Java et de Sumatra; car il faut les distinguer dans les possessions hollandaises, des provinces extérieures, par exemple Bornéo et la Nouvelle-Guinée, dont la colonisation n'est pas encore réellement entreprise. Il faut aussi tenir compte que la crise diminue la fécondité de l'effort colonial hollandais, qui impose par ailleurs l'estime et l'admiration. Mais cette crise, qu'on appelle à Java « le malaise », n'atteint pas les bases foncières de la prospérité, car les deux races en présence, blancs et indigènes, gardent leurs qualités propres, la nature équatoriale continue à prodiguer la splendeur de sa lumière, l'effervescence de sa chaleur humide et les volcans, la richesse du sol.

Et c'est ainsi que l'année dernière, malgré la crise, Java et certaines parties de Sumatra gardaient leurs caractéristiques de vie heureuse et confortable, que l'on a tant de peine à quitter. Au contact de quelle réalité européenne peut-on effacer le regret de ne plus vivre parmi l'élégante et flexueuse végétation des cocotiers, des bambous, en compagnie de ces hommes dont nous avons pu apprécier les sentiments de profonde amitié, les qualités de constance et de méthode, la puissance de travail, l'esprit d'organisation qui perfectionne l'administration jusqu'aux plus petits détails? Comment oublier l'aide apportée au laboratoire, à la maison, dans la plantation, par l'indigène malais ou javanais, au zèle doux et silencieux, naturellement empressé et poli, sans servilité, exécutant, avec une activité calme et ponctuelle, les services dont il a la charge?



PHOTO. 1.

(Cliché R. Bouillenne.)

Une allée du Jardin Botanique de Buitenzorg, traversant une partie de la très belle collection des Palmiers et conduisant à la demeure du directeur, ainsi qu'au laboratoire de recherches où sont accueillis les travailleurs étrangers.

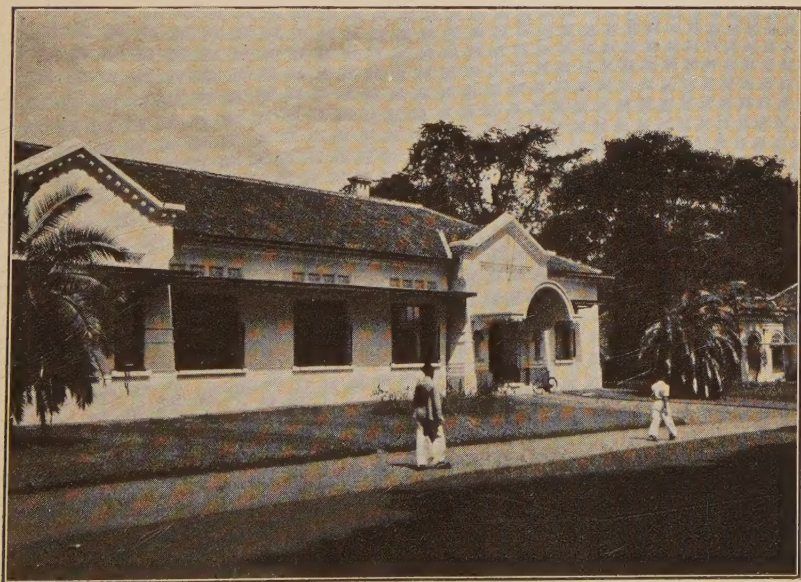


PHOTO. 2.

(Cliché R. Bouillenne.)

I.e *Treub Laboratorium* : laboratoire des étrangers, fondé naguère par le grand botaniste Treub, directeur du Jardin jusqu'en 1910, et reconstruit, après sa mort, sur des plans plus vastes et plus modernes. C'est un bâtiment des mieux conçus, dans lequel il est extrêmement agréable de travailler.



Digitized by the Internet Archive
in 2025

Heureuse vie que celle qui permet, après le substantiel labeur de la journée dans des institutions bien organisées, de se retirer loin des rues dont l'asphalte est brûlant, dans les oasis de verdure où l'on a construit son bungalow. Prendre le thé sur la terrasse rafraîchie par la pluie de l'après-midi, parmi les vibrations apaisées des cigales et le chant des oiseaux et, malgré tout, trouver dès qu'on le désire le contact avec des amis... ne fût-ce qu'au moyen du téléphone qui se trouve sur la table de travail!

Et les villas sont jolies, parfaitement adaptées à la nécessité de la fraîcheur, qu'elles soient modernes d'architecture ou qu'elles appartiennent à l'ancien type colonial. Est-il plaisir plus grand que de jouir chaque matin du lever du soleil dans la fraîcheur vaporeuse d'un beau jour?

Mes amis hollandais apprécient beaucoup les pluies qui, d'ordinaire, dans la mousson humide, assombrissent l'atmosphère, entre 3 et 4 heures de l'après-midi. Quant à moi, j'ai toujours trouvé qu'après la pluie le paysage devient triste et rappelle un peu trop les lugubres automnes de chez nous. Les feuilles, frappées par l'averse brutale, jonchent le sol; on entend des bruits de gouttière et sous les cimes épaisses, une froide humidité vous fait presque grelotter dans les vêtements de toile blanche. Les averses sont fort souvent instantanées et fortes.

Dans le centre des villes, Batavia par exemple, où se traitent les affaires et où siègent les bureaux, le blanc n'habite plus guère. Il laisse la place à une grouillante population de commerçants et de boutiquiers. Chose curieuse, ils sont tous de nationalité chinoise. On ne peut rêver de vendeurs plus agréables et soigneux, très propres, honnêtes et travailleurs. Debout dès le lever du soleil, ils se montrent compréhensifs de nos moindres désirs. Ils restent souvent jusqu'à 11 heures du soir pour répondre à une demande de renseignements ou effectuer une vente insignifiante; se contentant d'un petit bénéfice, ils affichent des prix défiant toute concurrence. Les Hollandais leur accordent une entière confiance. Dans les Indes, la race chinoise remplit une fonction: on ne dit pas « aller au magasin »; on dit « aller chez le Chinois ». Il y en a partout, jusque dans les plus petits villages. Ils n'entrent d'ailleurs pas en conflit avec

Après la mort de Treub, les stations expérimentales furent transférées aux lieux mêmes des plantations, où nous les avons trouvées.

Le grand Treub n'a cessé, malgré toutes ses entreprises, d'être le biologiste chef d'école dont la renommée attirait dans son laboratoire les botanistes du monde entier. J'ai déjà eu l'occasion, ailleurs, de rendre hommage à sa mémoire et à ses œuvres. Un laboratoire nouveau a été récemment construit en son honneur et c'est là que j'ai eu l'heureuse fortune de travailler pendant six mois. (Voir photo 2.)

* * *

Les indigènes des villages voisins des plantations collaborent à l'exploitation hollandaise en qualité d'ouvriers agricoles et d'ouvriers d'usines, comme employés, dessinateurs, calculateurs, etc. La main-d'œuvre est de qualité et elle est abondante. Il y a des endroits à Java, près de Kediri par exemple, où la densité de la population atteint 500 habitants au kilomètre carré. La moyenne, plus élevée qu'en Belgique, est de 283. Le chiffre total d'habitants, pour l'archipel, est en progression; de 15 millions en 1860, il passe à 55 millions aujourd'hui.

Les villages se cachent parmi les rizières, à l'ombre des palmiers, des bambous et des arbres fruitiers. La vie s'écoule douce et agreste. L'homme, sa femme (ses femmes quand il est riche) vivent en un ménage paisible, entourés d'enfants dont les âges s'espacent, à peu près régulièrement, de trois en trois ans. A l'horizon, presque partout, se profilent des volcans dont les plus hauts atteignent 3.000 à 3.500 mètres. (Voir photo 3.)

La population, en somme, est heureuse. Loin d'elle, le cauchemar du temps des cultures forcées, établies vers 1830 par le Gouverneur Général Van den Bosch, qui continuait l'exploitation du monopole établi par la Compagnie des Indes et qui l'avait intensifiée, en déposédant l'habitant de son sol, en l'obligeant à faire pousser, sur ses terres les plus riches, les produits destinés à la clientèle européenne, ne lui laissant pour cultiver son riz que des terres éloignées et arides, l'empêchant même, par l'abus des corvées, d'aller les ensemen- cer.



PHOTO. 3.

(Cliché R. Bouillenne.)

Paysage typique des environs de Buitenzorg : la plaine des rizières indigènes, entrecoupées par les bosquets d'arbres fruitiers, de bambous et de palmiers qui cachent les villages; un groupe de volcans, dont le plus élevé, le Pangerango, a environ 3.000 mètres d'altitude. Sur les flancs de ces volcans, on voit onduler la limite (vers 1.800 mètres) entre les plantations européennes de thé et la forêt vierge primitive (faciès de forêts de montagne) jalousement protégée à l'heure actuelle.



PHOTO. 4.

(Cliché R. Bouillenne.)

La plaine des rizières, près de Bandoeng, au moment du repiquage, par les femmes, de la jeune plante de riz qui a été préalablement semée en pépinières. Les rizières en terrasses et leurs digues ont subi une minutieuse préparation et sont remplies d'une eau abondante qui vient des montagnes par un système compliqué d'irrigation et qui doit y être maintenue jusqu'à la fin de la végétation du riz.

Si les bénéfices furent énormes pour la Hollande (de 24.000.000 de florins en 1830, à 115.000.000 en 1857), le résultat fut lamentable pour l'indigène, car il y eut des famines affreuses, dont celle de 1847 dans l'est de Java, où périrent plus de 500.000 indigènes. Le fameux pamphlet de *Multatuli* (Max Havelaer) souleva l'opinion libérale hollandaise et émut le monde entier. A partir de 1870, des lois agraires garantirent à l'indigène le droit de propriété sur ses terres. Il ne peut aliéner le sol, mais bien le donner en location pour de courtes durées, avec la permission du Gouvernement. Aujourd'hui, les entreprises européennes s'adressent donc d'abord au chef du village; l'État, fonctionnant comme notaire, ratifie l'accord et l'enregistre. Cette location se fait sous certaines conditions très strictes et sévères pour l'euro péen. Le terrain, dont la location est payée intégralement chaque année, ne peut être cultivé, en canne à sucre par exemple, qu'une année sur trois; pendant les deux autres années, il retourne à l'indigène qui y entretient ses cultures vivrières, le riz surtout, le maïs, le manioc, etc.

Il n'y a pour ainsi dire plus de grandes concessions à Java, sauf quelques « *particuliere landerijen* », que l'État rachète dès qu'il le peut. La location des terres est la règle et ce fait n'a point nui au développement des grandes cultures.

* * *

Malgré ses excès, le système des cultures forcées a eu l'heureux résultat de diriger les Javanais vers l'agriculture, leur véritable source de richesse et de prospérité. Il en est beaucoup qui sont ainsi devenus de petits fermiers.

Les idées libérales et altruistes, éveillées à l'appel de E. Douwes Dekker, ont fait prévaloir une politique hautement indigénophile et elles ont eu pour effet important, dans le domaine religieux, d'amener une liberté absolue des cultes. Il est interdit de faire du prosélytisme, de sorte que l'immense majorité des indigènes reste musulmane ou boudhiste, selon sa religion traditionnelle. Quelques communautés religieuses, catholiques et protestantes, établies anciennement dans Bornéo, les Moluques, la Nouvelle-Guinée, ont dû se partager ces

territoires en zones d'influence et ne peuvent, en aucun cas, coexister.

* * *

La principale occupation de l'indigène est la culture du riz, dans laquelle il est passé maître. Il semble avoir connu cette plante déjà avant la domination des Hindous, dans les premiers siècles de notre ère.

Le riz, qui est une plante aquatique, exige d'être semé dans l'eau et d'y être maintenu jusqu'à maturité. Les champs sont donc divisés en bassins, de formes irrégulières, par des digues de boue. Un système d'irrigation, fort compliqué, alimente ces terrasses pendant toute la campagne du riz, qui dure environ six mois. L'homme laboure dans la boue au moyen d'une charrue au soc de bois, tirée par les bœufs indigènes qui, eux aussi, raffolent de l'eau tiède des rizières. Le grain est semé en pépinières aquatiques spécialement engraisées et les jeunes plantes sont ensuite transportées jusqu'à la rizière pour y être repiquées sous l'eau. Le paysage est étrange et d'un effet souvent décoratif, lorsque les rizières préparées étalent à l'infini, sur la plaine ou sur les pentes des volcans, les reflets du ciel bleu dans l'eau immobile des terrasses. (Voir photo 4.)

Puis, peu à peu, les rizières deviennent vertes comme les champs de blé. On ne distingue plus les digues, ni l'eau; enfin, la maturité des chaumes les fait étinceler des plus beaux tons dorés. Il faut alors protéger les grains mûrissants contre l'avidité des moineaux et, la récolte faite, le riz emmagasiné, chaque jour, dans les villages, pour préparer le repas du soir, les femmes se réunissent et décortiquent le grain au moyen de pilons archaïques frappant aux creux de gouttières préparées dans de gros troncs d'arbres couchés sur le sol.

La rizière est ensuite desséchée et l'indigène en fait un champ de légumes (taro, soja, fève, igname et, dans la montagne, pomme de terre, carotte, oignon, etc.) qu'il vient porter au marché de la ville voisine, avec les fruits des arbres qui ombragent sa case (banane, mangue, sapote, ananas, peteh : *Parkia gigantocarpa*). Il voyage pendant les longues heures matinales, l'épaule chargée de son *picoelan* (bambou flexible servant de bât) aux extrémités duquel sont pendues de lourdes corbeilles.

Cet indigène, paysan pendant la campagne du riz, va, entre temps, à la fabrique ou à la plantation, ou bien y envoie ses enfants. Il vit joyeux, dans la chaude lumière qui dore sa peau lisse et brune.

* * *

Depuis des générations, et au détriment de la forêt, les rizières et les plantations européennes se sont agrandies vers tous les endroits accessibles.

La forêt vierge ne se rencontre plus que par lambeaux, dans quelques parties de Java, comme sur la côte occidentale et dans les territoires de Bantam. Par ce qu'il en reste, on peut à peine se figurer ce qu'elle devait être, jadis. A son sujet, mon âme de naturaliste fut profondément désillusionnée.

Après avoir parcouru les forêts amazoniennes, après avoir vibré au rythme formidable de la vie des grands arbres, après avoir été envoûté par la luxuriance de leurs associations qui écrasent l'homme et l'étouffent, après avoir flairé les senteurs âcres et chaudes qui s'en dégagent, le botaniste que je suis a désespéré, à Java, de retrouver une impression analogue. J'ai cependant cherché, voyagé, enquêté. La conclusion, que j'ai peur de formuler tellement elle est grave, est qu'il n'y a plus de forêt vierge à Java, sauf sur les sommets des volcans, au-dessus de 1.800 mètres d'altitude; et même alors, ce sont des forêts de montagne relativement petites et limitées, réduites en taille et en superficie. (Voir photos 3 et 5.)

Il m'a fallu aller à Sumatra pour étudier certains problèmes uniquement observables dans la forêt vierge primitive, équatoriale, des basses altitudes. J'ai éprouvé la même tristesse qu'à Java, bien que moins profonde, car si l'on publie qu'il existe encore des forêts sur 60 % des territoires de Sumatra, on oublie trop facilement que beaucoup ont des faciès secondaires et que, parmi les zones vierges, il en est d'immenses qui ne sont que marécages forestiers, comme ces *igapos* qui couvrent une grande partie du Sud-Est de Sumatra, entre Djambi et Palembang.

En vérité, dans les Indes néerlandaises, il n'existe plus de forêt vierge primitive que dans les endroits, peu ou pas habités, du centre

des îles des provinces extérieures. Les forêts que l'on aperçoit decelà dans les plaines, sont presque toujours d'un type secondaire.

Mais ce fut pour moi une consolation de rencontrer partout l'intelligente activité des services forestiers du Gouvernement. J'ai approfondi leurs méthodes et je me suis réjoui de leurs succès. Partout où un lambeau de forêt existe encore, il est constitué en réserve plus ou moins intangible. A Java, on n'a pu sauver que le sommet des montagnes; à Sumatra, on a arrêté le déboisement causé par les entreprises européennes et surtout par les indigènes; les réserves établies sont innombrables, bien que toutes soient, malheureusement, de petites dimensions. D'autre part, on s'efforce de reboiser.

Chose curieuse et intéressante, ces initiatives ne sont pas venues, uniquement, du Gouvernement. Les planteurs eux-mêmes ont fait pression sur les services forestiers et les subsidient largement.

Voici un chiffre que m'a donné, en 1931, M. Beversluis, chef forestier de la province de Medan, dans le nord-est de Sumatra. Les planteurs de tabac, qui dépendent d'une manière absolue de la pluie et de l'irrigation par l'eau des montagnes, accordent un crédit annuel de 50.000 florins pour réserver ce qui reste de forêts et repeupler les territoires dénudés par l'indigène, sur les hauts plateaux, aux environs du lac Toba. Il s'agit ici des seuls planteurs de tabac de la province de Médan, effrayés de la répercussion, sur leurs cultures, de la disparition des forêts voisines, dont 40 % ont été anéantis en 20 ans.

Nous avons néanmoins pu trouver des forêts de plaine, dans le centre de Sumatra; la forêt de Panti, par exemple. Mais on la traverse à pied, en une journée. Cette forêt, réservée en Parc National, est encore primitive. Quelques très grands arbres, surtout des *Ficus*, dominent un sous-bois invraisemblable d'arbres plus petits, de palmiers-lianes, de pandanus, etc. La photographie n'y est possible, comme toujours, qu'à la faveur des clairières que la chute d'un géant ouvre dans la voûte « cathédralesque » des cimes, clairières élargies souvent par l'écrasement des arbres voisins, que des lianes enchaînent. La variété est grande, moins grande cependant que dans les forêts de l'Amazone. Mais on trouve, là comme ici, des figuiers à racines pendantes ou à contreforts puissants; des sous-bois humides et glauques, épais comme une muraille, que l'on doit tailler au couteau



PHOTO. 5.

Chail R. Bouillon.

Forêt vierge de montagne, dans la réserve de Tapohat, vers 1 200 mètres. Le sous-bois assez dense comprend : à droite, des *Bananiers* sauvages ; au centre, des *Pongras* arborescentes ; les arbres sont couverts de plantes épiphytes et mousses ; on devine un grand nombre de lianes.



PHOTO. 6.

Chail R. Bouillon.

Bas-relief (moitié droite) couvrant le mur d'une galerie du temple de Boutsembouour. À droite, il semble que l'arbre représenté soit un mangier.

d'abattis. Cette forêt est particulièrement émouvante lorsqu'aux bords des clairières elle se drape de lianes pendantes et semble vouloir déferler comme une vague dressée.

Les forêts de montagnes n'existent plus, à Java, qu'au-dessus de 1.800 mètres, sur les volcans; elles sont jalousement protégées. Les arbres y sont moins hauts que dans la plaine, le sous-bois, bien que très touffu encore (voir photo 5), est un peu moins impressionnant et, vers 2.000 mètres, on a la surprise de trouver quelques espèces qui ressemblent à celles de chez nous; par exemple des châtaigniers indiens. Puis, plus haut, vers 2.500 mètres, des arbres de 10 et 15 mètres forment des forêts étranges et des fourrés touffus de myrtilleurs et de rhododendrons; enfin, dans les cratères éteints, une flore très particulière d'arbustes, qui ressemblent par leur aspect aux immortelles du Ruwenzori, *Anapheles*. Au delà de 3.000 mètres, les volcans portent des arbustes dont les troncs sont recouverts entièrement de manchons de mousse humide et épaisse.

Dans l'archipel, les volcans ne dépassent guère une altitude de 3.500 à 4.000 mètres; mais un grand nombre d'entre eux sont actifs à l'heure actuelle; leurs cratères dégagent des ruisseaux d'eaux chaudes, soufflent des *solfatares* violentes, grondent avec des bruits de forge sous un sol mouvant, comme celui de *Papandajan*, et certains, de temps en temps, émettent des bouffées de gaz toxiques qui détruisent en un instant des hectares de végétation. Seules quelques plantes particulières s'aventurent jusqu'au bord des zones volcaniques actives.

* * *

Les services forestiers ont fait merveille et il semble bien aujourd'hui que les forêts de montagnes ne soient plus en danger. Mais ces mesures ont été prises trop tard; tous les terrains des plaines sont victimes de l'irrégularité du régime des rivières qui tantôt dévalent en torrents et forment ce que l'on appelle là-bas des *banjirs*, tantôt sont à peu près desséchées.

Dans certains endroits, les plantations ont construit chacune leur barrage. Le Gouvernement, d'autre part, entretient un personnel

d'ingénieurs-hydrographes qui organisent, coûteusement mais avec succès, la distribution de l'eau pour les rizières indigènes et les plantations européennes.

Lorsque la forêt a été abattue en vue d'une plantation et que, par hasard, la plantation est abandonnée, la forêt ne parvient plus à prendre pied et une végétation de forêt secondaire ou bien, dans l'est de Java qui jouit d'un climat relativement sec, une brousse, plus ou moins boisée, s'installe d'une manière définitive.

* * *

Et l'on est bien surpris de rencontrer, envahies par cette végétation secondaire qui est comme un vestige diminué des richesses forestières disparues, les ruines de temples dont quelques-uns datent, comme le *Bourouboudour*, du VIII^e ou du IX^e siècle.

Ces temples, construits pendant la domination boudhique et abandonnés vers les XI^e et XII^e siècles, sous l'effet de la conquête des Arabes, chercheurs d'épices, gardent encore un air majestueux, une perfection architecturale, une délicatesse de sculpture extraordinaires. Il est des bas-reliefs que nous voudrions compter parmi les trésors de notre patrimoine artistique de Blancs. (Voir photo 6.)

Les Javanais qui ont construit ces temples, devenus aujourd'hui musulmans et iconophobes, respectent cependant les ruines de leur splendeur passée et accueillent encore, dans leurs fêtes, des traditions, des images, des danses qui leur arrivent, sans changement, à travers près de mille ans d'histoire.

Chose unique, invraisemblable, à quelques kilomètres de l'île de Java vit aujourd'hui une population aristocratique qui continue les traditions architecturales, religieuses et sociales des bouddhistes : ce sont les habitants de l'île de Bali. Leurs maisons, comme leurs temples, construits de leurs mains, aujourd'hui comme hier, nous donnent l'occasion de voir et d'étudier un monde qui, dans l'archipel indien, a presque complètement disparu.

Les maisons, auxquelles on accède par une porte percée dans l'enceinte, sont constituées par plusieurs cours que l'on doit traverser successivement avant d'arriver à la cour principale dans laquelle on

cherche en vain la maison proprement dite. En vérité, il n'y a pas de maison, selon la formule traditionnelle. Tout se passe en plein air. Seuls la cuisine, le lit, le grenier de riz et les multiples autels domestiques consacrés à la divinité ont un toit.

Les cérémonies de la mort, embaumement dans des cercueils sculptés, transport vers l'endroit de la crémation dans des tours fastueuses, portées sur les épaules des hommes, geste des parents qui répandent dans l'eau des rivières les cendres du défunt, afin qu'elles se dissolvent et se mêlent au grand Océan, offrent au voyageur un prestigieux spectacle, bien différent des sombres cortèges d'enterrement auxquels il est habitué. La mort ainsi présentée, perd son caractère de tristesse inquiète.

Hommes, femmes et enfants semblent en harmonie avec leur milieu social, avec la beauté de leurs temples et la richesse de leurs fêtes. Eux-mêmes constituent une race admirable, dont la vie paisible et rustique ferait les délices de plus d'un poète amoureux de l'Hellade antique.

Tout, dans l'existence de cette peuplade d'une petite île de la Sonde, chante un tel hymne à la vie et à la beauté, que l'on comprend, là mieux qu'ailleurs, le crime et la folie des hommes qui songent à détruire.

RAYMOND BOUILLENNE,
Advanced Fellow de la C. R. B.,
Directeur de l'Institut de Botanique
de l'Université de Liège.

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE
DE
L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

publiées sous la direction
de Prof. Ray. BOUILLENNE.

1. Ray. BOUILLENNE. Ma mission en Malaisie.
2. Ray. BOUILLENNE et F. WENT. Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures.

Première partie

Ray. BOUILLENNE. Néoformation de racines sur hypocotyles chez les plantules de *Impatiens balsamina*.

Deuxième partie

F. WENT. Néoformation de racines sur tiges d'*Acalypha*.

Troisième partie

Ray. BOUILLENNE et F. WENT. Discussion des résultats obtenus dans les expériences de néoformation radiculaire chez *Impatiens balsamina* et *Acalypha*.

Correspondances et échanges :
M. A. MONOYER, Secrétaire des Archives
3, rue Fusch, Liège (Belgique)

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA
NÉOFORMATION DES RACINES

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA NÉOFORMATION DES RACINES DANS LES PLANTULES ET LES BOUTURES DES PLANTES SUPÉRIEURES

(SUBSTANCES FORMATRICES DE RACINES)

PAR

RAY. BOUILLENNE ET F. WENT.

Tirage à part des

ANNALES DU JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG, VOL. XLIII, 1933



LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT E. J. BRILL S. A., LEYDE
1933

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages
AVANT-PROPOS	
par R. BOUILLENNE et F. WENT	1
PREMIÈRE PARTIE.	
NÉOFORMATION DE RACINES SUR HYPOCOTYLES CHEZ LES PLANTULES DE <i>IMPATIENS BALSAMINA</i>	
par R. BOUILLENNE.	
I. Introduction	5
II. Matériel	6
III. Technique	7
Discussion de la valeur des résultats	12
IV. Expériences préliminaires	13
A. Fragments de tiges,	13
1) <i>Salix</i> et <i>Cacalia</i>	13
2) <i>Raphidophora</i> <i>peplodes</i>	15
3) <i>Bryophyllum</i> <i>calycinum</i>	15
4) <i>Ficus</i> <i>div. sp.</i>	18
5) <i>Salix</i> <i>tetrasperma</i>	19
B. Hypocotyles de plantules en germination,	19
1) <i>Zea</i> <i>Mais</i>	19
2) <i>Impatiens</i> <i>Balsamina</i>	21
Description du matériel.	
V. Résultats expérimentaux sur <i>Impatiens</i> <i>Balsamina</i>	24
1) Transport de la plantule en milieu liquide	24
2) Racines principales, suppression partielle ou complète d'une ou de plusieurs racines principales, préformées	25
3) Racines adventives sur hypocotyles, suppression de toutes les racines principales	28
a) État des cotylédons	32
b) Lumière, obscurité, poussée des jeunes feuilles	35
c) Longueur de l'hypocotyle	39
4) Rôle des cotylédons	44
Rapports quantitatifs entre phénomènes de néoformation et sub- stances cotylédonnaires	45
5) Translocation de rhizocaline le long de l'axe hypocotyle	49
6) Sens de la translocation	53
Résumé des observations préliminaires sur <i>Balsamina</i>	54
VI. Recherches sur la rhizocaline	56
Considérations générales	56
1) Action du Jus de tissu cotylédonnaire	58

2) Action des vitamines des cotylédons	59
3) Action d'éléments nutritifs, glucose et saccharose	61
4) Action simultanée ou successive du glucose et de diverses substances à radical azoté	65
5) Rôle du métabolisme cellulaire des hypocotyles.	68
A) Action des ferments	69
B) Action de l'oxygène	70
a) hypocotyles munis de leurs cotylédons (air libre ou oxygène)	70
b) hypocotyles sans cotylédons (air ou oxygène)	73
c) hypocotyles sans cotylédons (glucose et oxygène)	73
d) hypocotyles sans cotylédons (glucose, oxygène et son de riz) .	76
6) Rapport entre la quantité de rhizocaline et le nombre de racines . .	77
VII Résumé	82

DEUXIÈME PARTIE.

NÉOFORMATION DE RACINES SUR TIGES D'ACALYPHA

par F. WENT.

I. Introduction	87
II. Matériel	87
III. Technique.	88
Discussion de la valeur des résultats	91
IV. Expériences préliminaires	91
a) Boutures avec feuilles et bourgeons	91
b) Influence de l'âge des feuilles sur la formation de la rhizocaline . .	92
c) Ecoulement de la rhizocaline dans les branches	93
d) Action de la rhizocaline sur racines	99
e) Rhizocaline ou réserves en carbohydrates	101
V. Extraction de la rhizocaline de feuilles et bourgeons	102
a) Considérations générales	102
b) Extraction de feuilles d'Acalypha	103
c) Extraction de feuilles de Carica Papaya	104
d) Greffe de feuilles et bourgeons d'autres plantes sur Acalypha . . .	106
VI. La rhizocaline dans la diastase	109
a) Analyse générale	109
b) Action de la rhizocaline sur des boutures qui en contiennent déjà .	110
c) La thermostabilité de la rhizocaline de diastase	113
d) Pouvoir d'enracinement des parties basales et apicales des branches	115
e) Extraction chimique de diastase	115
f) Concentration de rhizocaline et nombre de racines	116
VII. La rhizocaline dans le son de riz (dedek).	118
a) Préparation des extraits de dedek	118
b) La thermostabilité de la rhizocaline de dedek	119
c) Ultrafiltration de la rhizocaline	119
d) Croissance et enracinement	121
e) Extraction chimique de dedek	123
f) Vitesse d'absorption de la rhizocaline dans l'agar	124
VIII. La polarité dans le transport de rhizocaline	126
a) Transport rectiligne	126
b) Formation de germes de racines après retournement des segments .	126
c) Transport basipète de rhizocaline	127
IX. Résumé.	129

TROISIÈME PARTIE.

DISCUSSION DES RÉSULTATS OBTENUS DANS LES EXPÉRIENCES
DE NÉOFORMATION RADICULAIRE CHEZ IMPATIENS BALSAMINA
ET ACALYPHA

par R. BOUILLENNE et F. WENT.

I. La question de la formation des racines dans la littérature	131
II. La formation des racines dans la nature	143
III. La question de la rhizocaline	155
Nature de la rhizocaline	157
Transport de la rhizocaline	159
Rhizocaline et polarité	159
Réserve de rhizocaline	162
Formation de la rhizocaline	164
Théorie du bouturage	165
Index bibliographique	169
Index des planches et photographies	177

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA NÉOFORMATION DES RACINES DANS LES PLANTULES ET LES BOUTURES DES PLANTES SUPÉRIEURES.

(SUBSTANCES FORMATRICES DE RACINES,)

PAR

RAY. BOUILLENNE ET F. WENT.

AVANT PROPOS.

Nous nous sommes rencontrés à Buitenzorg ¹⁾, intéressés tous deux au problème physiologique de l'apparition des racines dans les plantes supérieures et, ayant amorcé, chacun dans nos laboratoires respectifs, quelques travaux dans ce domaine. L'amitié qui nous a bientôt liés et le parallélisme de nos préoccupations biologiques nous ont engagés dans de longues et fort intéressantes controverses qui ont abouti à la décision d'entreprendre chacun, avec nos idées directrices et un matériel différent, la mise au point expérimentale du problème de la formation des racines.

La flore merveilleuse du Jardin Botanique de Buitenzorg environnant le Treub Laboratorium, ainsi que celle des forêts équatoriales couvrant les flancs des volcans Gédé, Pangerango et Salak nous y a engagés d'une manière particulière. Cette végétation sollicite le chercheur à s'intéresser au problème des racines: en effet sous le climat humide et chaud de l'Ouest de Java, un grand nombre de plantes présentent des racines au-dessus du sol et développent celles-ci en formes et en adaptations diverses avec luxuriance. En Europe, les phénomènes radiculaires, inhibés par la mauvaise saison, se localisent sous la surface du sol et ne s'imposent pas à la vue.

1) Dr. R. BOUILLENNE chargé de Mission aux Indes Néerlandaises par le Ministère des Colonies de Belgique, Université de Liège; Dr. F. WENT, Directeur du Treub Laboratorium à Buitenzorg.

Après six mois de recherches, nous avons obtenu des résultats et établi des conclusions qui se complètent et se confirment. Nous publions nos travaux en même temps.

L'ouvrage, que nous présentons, contient deux mémoires indépendants: celui de R. BOUILLENNE sur la néoformation des racines dans *Impatiens Balsamina*; celui de F. WENT sur la néoformation des racines dans les boutures de *Acalypha*.

Les généralités, la littérature et les conclusions finales ont été rédigées en collaboration.

Nous ne sommes pas assez présomptueux pour croire que le problème est ici complètement mis au point. Cependant, nous estimons apporter à la suite de nos expériences des faits nouveaux suffisamment stables pour pouvoir proposer l'hypothèse que les racines apparaissent sous l'influence de substances formatrices spéciales des racines et qu'elles ne sont pas dues dans leur genèse au seul jeu de substances nutritives.

Il nous a fallu tout d'abord éviter l'écueil que soulève le choix du matériel et être bien certains que nous ne travaillions pas sur des hypocotyles ou des boutures qui contenaient des germes préformés de racines.

Nous attacherons un intérêt secondaire à l'étude du développement des racines: initiation et développement (ou réveil) sont deux problèmes différents et cependant, nombre de chercheurs les ont confondus, — par exemple, quelques-uns de ceux qui ont travaillé sur les boutures de certaines plantes comme *Salix* qui portent des germes de racines dans l'écorce ou bien encore sur les feuilles de *Bryophyllum Calycinum* Salisb. dans les dents desquelles se trouvent à l'état préformé et latent des ébauches de racines et de bourgeons, comme on l'a démontré dans un assez grand nombre de travaux plus ou moins récents.

Ce qui nous préoccupe dans ce travail, c'est un phénomène de néoformation: apparition de méristèmes de racines à partir de cellules précédemment différenciées en tissus divers.

Examiné de ce point de vue, le problème de la néoformation est double; il s'agit de savoir; 1) par quels facteurs une cellule déjà différenciée d'un parenchyme ou d'un péricycle fasciculaire, se dédifférencie, subit un déclenchement mitotique et entre dans une phase de divisions intensives et 2) par suite de quelles influences les cellules nouvellement formées orientent leur processus de différenciation vers la con-

stitution d'un méristème de racine et non pas de celui d'une tige, ou tout simplement ne reste pas à l'état de prolifération (tumeur) plus ou moins volumineuse sans néoformation d'organes.

Nous ne nous sommes intéressés qu'au deuxième point de vue car, le premier sollicite depuis longtemps l'attention des chercheurs et trouve dans les œufs d'animaux marins, dans certains éléments unicellulaires, un matériel de choix. De plus, le problème essentiel dans notre sujet n'est pas de rechercher quels facteurs provoquent expérimentalement ou non des mitoses, ce qu'un grand nombre d'auteurs ont établi par des moyens divers autant que multiples: VON SCHRENK 1905 (155), TAYLOR W. R. 1919, (138), SMITH E. F. 1917, (133), HARVEY 1920, (69), WEHNELT B. 1927, (161), HAMMET 1928—1932, (63 à 66), RAPKINE 1931, (118), mais bien de connaître les influences qui orientent la différenciation des cellules vers une structure de racines.

Depuis longtemps, le problème de l'origine des racines a tenté la curiosité scientifique. Jusqu'aux environs de 1890, la question histologique et anatomique fut traitée de plus en plus complètement. On sait aujourd'hui parfaitement bien comment et aux dépens de quels tissus les racines se constituent — quelles sont les phases premières de leur différenciation et les endroits habituels de leur apparition. Une pléiade d'hommes a déblayé le terrain (voir 3^{ième} partie, littérature); elle a permis à ceux d'aujourd'hui de s'intéresser uniquement au côté physiologique de la formation des racines et au problème des corrélations de croissance entre tiges et racines. Nous discuterons plus loin les résultats des auteurs à la lumière de nos conclusions.

Le problème de la néoformation radiculaire n'est pas seulement intéressant au point de vue de la biologie végétale; il sollicite également l'intérêt des praticiens.

Si nombre de plantes herbacées, arbustives ou arborescentes manifestent aisément des racines et constituent des boutures lorsque l'on place leurs rameaux dans le sol ou en vases de culture, il en est qui s'en montrent incapables, malgré les procédés les plus perfectionnés employés pour les propager.

Le fait que beaucoup de plantes de grandes cultures se rangent dans cette catégorie augmente l'importance du problème et lui donne un aspect économique. En effet, les variétés horticoles de nos arbres fruitiers, de même que les races sélectionnées des plantes coloniales cultivées en quantités industrielles comme le Thé, le Cacao, le Café, le Caoutchouc, etc. ne peuvent être multipliées par graines: celles-ci étant

souvent hétérozygotes, ne reproduisent pas à coup sûr les qualités particulières des parents.

Il faut recourir au procédé coûteux et souvent aléatoire de la greffe; il faut cultiver préalablement des plantes qui serviront de support, il faut préparer les „clones” (greffons de l'arbre à propager) dont la vitalité est trop souvent précaire et le transport difficile; il faut enfin un personnel spécialisé qui, malgré toute son habileté, n'obtient pas toujours le pourcentage de succès désirable.

Combien plus facile et économique la technique qui réussirait à faire apparaître des racines sur les „clones” et permettrait de propager ceux-ci par simple bouturage? (Voir 3^{ième} partie, bouturage).

Nous pensons que l'étude des conditions et des facteurs qui provoquent la néoformation de racines chez les plantes supérieures recevra un supplément d'intérêt de son importance dans le domaine pratique et que les résultats acquis dans les laboratoires de science pure, transportés sur le terrain, pourront être utiles à tous.

PREMIÈRE PARTIE.

NÉOFORMATION DE RACINES SUR HYPOCOTYLES CHEZ LES PLANTULES DE IMPATIENS BALSAMINA.

PAR

RAY. BOUILLENNE.

I. INTRODUCTION.

Le présent mémoire étudie les conditions qui amènent l'apparition des racines dans les plantules de *Impatiens Balsamina* en voie de germination.

Ce matériel permet de connaître et de fixer l'importance de certains aspects du métabolisme de l'organisme total; il complète les recherches réalisées sur des rameaux, c'est-à-dire sur des fragments provenant d'organismes que l'on n'a plus sous la main dans l'ensemble au moment de l'expérience.

Avant de séjourner aux Indes Néerlandaises, nous avons été amené à nous intéresser aux conditions qui permettent ou provoquent la formation de racines sur les tiges de *Salix* div. sp. et de *Cacalia articulata*; nous en avons publié les résultats préliminaires, obtenus dans les laboratoires de Physiologie de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège (BOUILLENNE R. et BELTCHEVA H. 1930—1932).

Nous avons conclu que *Cacalia articulata* ou tout autre plante manifestant à coup sûr des néoformations devait être choisie de préférence à *Salix* qui porte des germes de racines préformés; que les teneurs en sucres solubles étaient plus grandes à l'extrémité inférieure des boutures là où se forment les racines qu'à l'extrémité supérieure; que la néoformation des racines était liée à la présence des feuilles fonctionnant photosynthétiquement; mais que, néanmoins, les néoformations radiculaires ne semblaient pas uniquement provoquées par le seul facteur de l'augmentation de la teneur en carbohydrates à l'extrémité où les racines apparaissent.

Nous nous réjouissons de tout cœur de la circonstance heureuse dans laquelle le Dr. WENT et nous-même nous nous sommes rencontrés à Buitenzorg sur le terrain de l'amitié et de l'étude de la néoformation des racines. Qu'il nous soit permis de le remercier ici pour la complaisance, le dévouement qu'il nous a témoignés dès notre arrivée à Buitenzorg; nous avons, de plus, été aidé par le zèle doux et empressé du personnel indigène.

Nous avons décidé de formuler le problème d'ensemble de la néoformation des racines et de chercher à le résoudre en travaillant chacun sur le matériel personnellement choisi.

On se reportera aux considérations générales et à l'exposé de la littérature établis par BOUILLENNE et WENT.

II. MATÉRIEL.

Il importe avant tout, pour les expériences que nous voulons tenter, d'avoir un matériel donnant un résultat rapide, d'obtenir ce matériel en peu de jours et d'être assuré qu'il résiste à l'attaque des bactéries et des moisissures. Dans la grande complexité du problème du bouturage et de l'apparition des racines, l'expérience qui dure depuis plusieurs semaines risque de dévier sous l'influence de nouveaux facteurs.

Un autre point essentiel est d'avoir la certitude que le matériel manifeste réellement une néoformation de racines. Combien de travaux sur le même sujet sont inutilisables parce que les auteurs n'ont point prévu que tiges et feuilles mises en expérience portent des germes préformés de racines (LOEB, 1924, 92). Dans ce cas, l'on a étudié non point des phénomènes de génération radiculaire, mais un réveil végétatif d'un méristème suivi de la croissance de la racine.

Nous limitons notre problème à l'étude des facteurs qui déclenchent dans une tige ou un hypocotyle l'apparition de nouveaux méristèmes de racines.

Dans la recherche du matériel convenable, nous avons réalisé de nombreuses observations:

- A. sur des fragments de tiges de *Salix*, *Cacalia* (BOUILLENNE et BELTCHEVA, 1932, 15bis), *Bryophyllum calycinum*, *Raphidophora peplodes*, *Salix tetrasperma*, *Hibiscus tiliaceus*, *Cissus cissoides*, *Cayratia*, *Spilanthes acmella* Mur., *Ficus* div. sp. à racines aériennes, *F. Ardisioides* Warb., *F. Benjamina* L., *F. elastica*, *F. Glabella* Bl., *F. Neumannii* Cels., *F. retusa*, var. *Nitida*, *F.* sp. désigné

VIII Ag. dans le Jardin Botanique de Buitenzorg, *F. sp.* (Célèbes)
 VII G 2 et G. 49, *F. parietalis* Bl., *F. pseudo-acamptophylla* Val.
 B. sur les hypocotyles de plantules de *Zea Mais*, de *Impatiens Balsamina*.

Seuls, les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* nous ont donné entière satisfaction et nous ont permis de pousser le problème. Comme

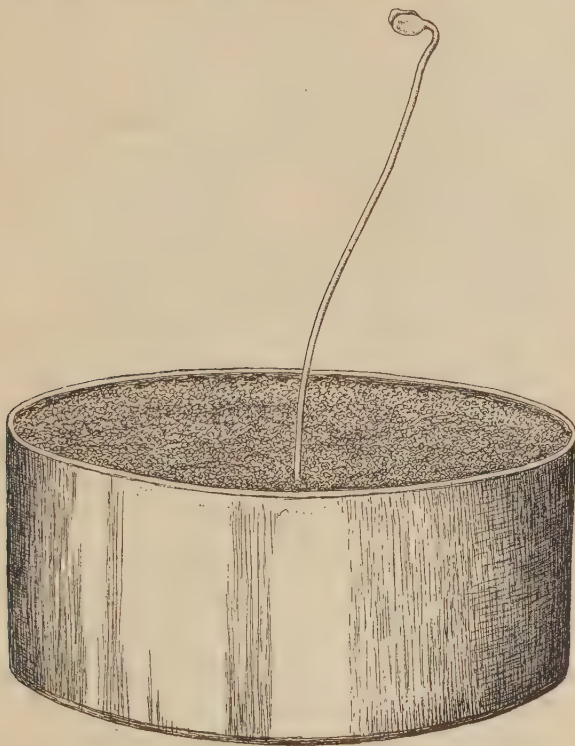


Fig. 1

les expériences sur les fragments de tige des plantes citées plus haut et sur les germinations de Mais ont donné quelques résultats, nous en parlerons brièvement (IV, A et B).

III. TECHNIQUE.

Dans le cas des fragments de tiges, nous avons pratiqué la technique établie pour *Acalypha Wilkesiana* forma *triumphans* par WENT et dont le détail se trouve exposé dans la seconde partie.

Dans le cas des plantules de *Zea Mais* et de *Impatiens Balsamina*,

les graines ont été disposées sur papier filtre humide, à l'obscurité, embryon orienté vers le bas. Toujours en chambre noire, les plantules sont repiquées dans du sable calciné légèrement humide ¹⁾. Elles poussent rapidement, droites et saines (température moyenne 26°, humidité 86 à 100°). L'hypocotyle s'allonge en 5 jours environ jusqu'à mesurer 3 cm. chez *Zea Mais* et 5 à 10 cm. chez *Balsamina*. La germination est régulière et donne pour l'une et l'autre de ces plantes 80 à 100% de réussite.

Les hypocotyles atteignent la longueur favorable à nos expériences sans que les plantules manifestent un étiolement excessif (voir Fig. 1).

Les cultures en solutions minérales nutritives à différents pH n'ont pas donné de bons résultats. Nous avons essayé les solutions: Knop pH. 4.5; Priantchnikof pH. 7; Van de Crone pH. 6.3 ²⁾. Nous n'avons donc pas été plus heureux que CURTIS (1918, 34) et les différents auteurs qui ont travaillé la croissance chez *Avena*.

Les plantules sont décapitées sous le nœud cotylédonaire et maintenues à l'obscurité pendant un certain nombre de jours avec leurs racines intactes dans le sable; puis, au moment de la mise en expérience, les hypocotyles sont tranchés à environ 1 cm. au-dessus du sol, de manière à les débarrasser de la racine principale et des quelques racines adventives de la base. Ces hypocotyles sont alors immédiatement placés debout dans les petits godets d'expérience. Ceux-ci ont été essayés en différents formats, transparents ou non (recouverts extérieurement d'une couche opaque). La lumière n'ayant rien modifié dans le comportement des hypocotyles, nous avons pris des godets transparents, plongés chacun dans une forte épaisseur de kapok. Nous pouvions ainsi faire les observations sans déplacer les hypocotyles. On remplit les godets de 7 à 8 cc. d'eau submergeant la partie inférieure des hypocotyles (voir Fig. 2).

Les hypocotyles sont tous coupés à la même longueur. Ils sont pour *Impatiens Balsamina* de 5 cm. de long, pour *Zea Mais* de 3 cm. Ils sont plongés par groupe de 5, souvent par groupe de deux, et quelquefois isolément dans l'eau ou les diverses solutions expérimentales. Les solutions sont laissées en contact avec les hypocotyles au plus 24 heures, et elles sont remplacées par de l'eau ordinaire ou bien,

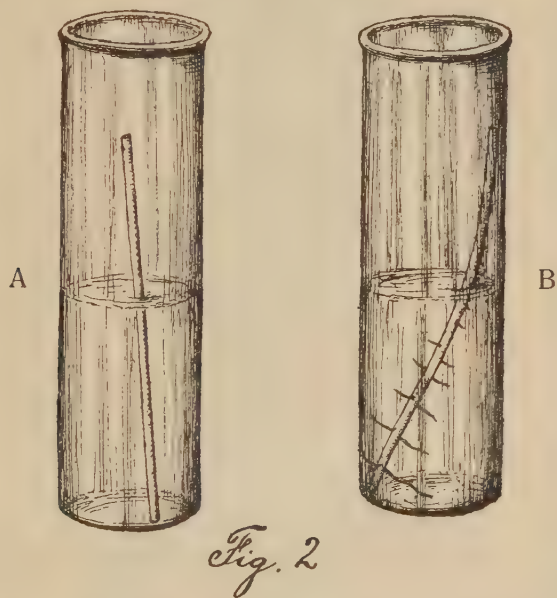
1) Arrosé de temps en temps avec de l'eau de la distribution de Buitenzorg. Celle-ci, qui est de l'eau de source, n'a donné lieu à aucun inconvénient.

2) Ces solutions ont été très aimablement fournies par le Dr. KUILMAN, Botaniste à l'Algemeen Proefstation van Buitenzorg.

lorsqu'une action prolongée est désirable, les solutions sont renouvelées toutes les 24 ou 48 heures.

Dans d'autres cas, il nous a paru préférable de ne pas placer les hypocotyles directement dans les solutions, mais d'organiser un dispositif qui permît une lente diffusion de substances dans les tissus, de l'extrémité supérieure coupée en biseau, vers la base où doivent normalement apparaître des racines, reproduisant ainsi des conditions plus naturelles.

Nous avons alors incorporé les solutions dans de la gélose aseptisée et tiède; le mélange homogène est versé dans des godets où il se solidifie. La meilleure consistance est celle de $1\frac{1}{2}\%$ de gélose dans le mélange



final. L'extrémité supérieure des hypocotyles est enfoncée dans l'agar; le godet est ensuite retourné sur une cuvette appropriée et contenant de l'eau; une chambre humide est ainsi réalisée, favorable à la croissance des racines (voir Fig. 3). Il suffit de hausser le niveau de l'eau, la base de l'hypocotyle restée libre peut y plonger. Ces chambres humides, pour peu que l'on prenne quelques précautions restent aseptiques pendant longtemps. Nous avons ainsi expérimenté l'action de solutions minérales et de diverses substances organiques.

Les substances organiques mises en solution, ou incorporées à de la gélose, que nous avons expérimentées sont: extrait de jus cotylédonaire, glucose à $1\frac{1}{2}\%$ et 3% , saccharose à $1\frac{1}{2}\%$ et 3% ; quelques acides aminés: glycocolle, leucine, tyrosine; la peptone; les diverses

portions des extraits de son de riz; extrait de feuilles de thé; extrait de feuilles de *Carica Papaya*; divers complexes fermentaires: maltine, papaïne, insuline.

Ces substances ont été essayées sur des tissus végétaux vivants, en vue d'établir leur éventuelle toxicité. Nous avons choisi comme matériel de contrôle, les feuilles de *Bryophyllum Calycinum*. Celles-ci sont épaisses et permettent aisément des injections intraparenchymateuses. La piqûre est fermée à la paraffine tiède et ne révèle, même après plusieurs mois, aucune attaque bactérienne: il y a cicatrisation parfaite de l'épiderme. Les injections doivent être faites lentement sinon la pression déchire les cellules.

De nombreuses injections successives d'eau ordinaire, de liquide physiologique, laissent la feuille absolument intacte; de même les solutions de saccharose, de glucose.

En cas de toxicité, (solution d'extrait de son de riz, de maltine) des symptômes de nécrose apparaissent: zone circulaire jaunâtre autour de la piqûre, zone qui s'élargit peu-à-peu à mesure que diffuse la substance. Puis la zone injectée se plisse, se déforme, devient molle, inconsistante, et, à l'endroit de l'injection, une sorte de dépression se forme, où les cellules, entre les deux épidermes brunis, ont disparu. (Voir Fig. 4.)

Ces essais de toxicité sur feuilles de *Bryophyllum* nous ont fourni des informations utiles.

Enfin, dans quelques expériences, nous avons expérimenté l'influence que peut avoir sur le métabolisme d'une plantule et particulièrement d'un hypocotyle, une augmentation de la tension en oxygène

de l'atmosphère du milieu.

Nous avons procédé comme suit: le mélange gazeux (air ordinaire additionné d'oxygène) est obtenu à l'aide d'un spiromètre régulateur de pression. Les godets d'expérience sont disposés dans des cages hermétiques où l'on fait ensuite le vide pendant quelques minutes et dans lesquelles on laisse rentrer lentement le mélange. Tous les jours ou tous les deux jours suivant les cas, l'atmosphère est remplacée.

Dans nos recherches sur la néoformation de racines, nous devons



Fig. 3

partir d'hypocotyles qui, livrés à eux-mêmes, sont incapables d'en faire. Pour les obtenir dans cet état, il faut les décapiter et les laisser 4 à 5 jours en chambre noire, fixés au sol par leurs racines. Quand la décapitation est simultanée avec l'ablation des racines, les hypoco-



tyles isolés et mis en expérience dans l'eau forment de nouvelles racines au niveau et au-dessus de la coupure. Ils ne peuvent donc pas être utilisés. (Voir Fig. 2, B.)

La nécessité de laisser le matériel décapité, enraciné dans le sable des cultures, pendant quelques jours encore, ressort très bien du tableau I. Pour l'interprétation de ces résultats voir les conclusions (29) et (30).

TABLEAU I.

Préparation d'hypocotyles de *Impatiens Balsamina* sans néoformation radiculaire ¹⁾.

Nombre de jours entre la décapitation des hypocotyles et l'enlèvement de la touffe des racines principales	Nombre de racines nouvelles apparues après					Mortalité après 10 jours
	2 jours	3 jours	6 jours	8 jours	10 jours	
0	3	8	8	9	9	100 %
1	2	6	7	7	7	100 %
2	2	2	4	5	5	100 %
3	0	0	1	2	2	100 %
4 à 10	0	0	0	0	0	100 %

Nous aurions pu évidemment utiliser des hypocotyles décapités et débarrassés de leurs racines principales au moment de l'expérience, leur faire produire des racines en nombre plus grand que les témoins et opérer le décompte. Mais nos essais nous ont engagé à préférer partir de témoins plus parfaits, ne formant pas de nouvelles racines (Fig. 2, A).

Nous avons vérifié par des coupes anatomiques successives que nos hypocotyles ne portaient aucun germe préformé de racines. Dans certaines expériences, ainsi qu'on le verra, les contrôles ont manifesté des racines en néoformation (voir page 59); cependant en général, nous avons réussi à les obtenir dans un état parfait, c'est-à-dire ne formant aucune racine, même après un long temps.

DISCUSSION DE LA VALEUR DES RÉSULTATS.

Nos résultats sont exprimés par le nombre de racines comptées très soigneusement à la loupe. Dans la plupart des cas, ce nombre est complété par l'indication, en exposant, de la longueur en millimètres de la plus grande racine qu'a pu réaliser l'hypocotyle.

Dans certains cas, les racines restent trop courtes pour qu'on puisse exprimer leur longueur en millimètres: nous avons alors distingué

1) Dans ce tableau, on peut voir également qu'après 5 à 6 jours de séjour dans l'eau, le nombre des racines nouvelles n'augmente pas; les hypocotyles qui restent quelques jours en excellent état meurent brusquement de plus en plus vite à mesure qu'ils ont été décapités depuis plus longtemps. Nous nous arrêtons sur ces derniers points ultérieurement.

deux états: 1) une simple émergence méristématique soulevant l'épiderme de l'hypocotyle, désignée par la lettre P. (pointe); 2) une toute petite racine, sortie de l'hypocotyle, mais ne dépassant pas deux millimètres, désignée sous le signe ($\wedge$).

Impatiens Balsamina est un matériel excellent, extrêmement uniforme et régulier. Pourtant nous ne nous sommes permis de tirer de conclusions qu'après avoir réussi à préciser l'ordre des variations individuelles des plantules et avoir établi plusieurs types parmi elles, d'après la taille, la grosseur, le verdissement etc. . . . des cotylédons, en un mot d'après l'état des cotylédons au moment de l'expérience (voir page 32).

Pendant notre séjour au Treub Laboratorium, nous avons examiné plus de 15.000 hypocotyles de *Impatiens Balsamina*.

IV. EXPÉRIENCES PRÉLIMINAIRES.

Nous donnerons d'abord brièvement quelques résultats de nos essais sur les fragments de tiges des divers genres et espèces citées plus haut (voir page 6). Lorsque ces résultats ont pu être confirmés et précisés par nos recherches sur les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* où nous avons obtenu d'excellentes statistiques, nous n'exposerons pas de tableaux quantitatifs, mais seulement l'allure générale des phénomènes.

En vérité, quoi que l'on fasse, le matériel de fragments de tiges laisse à désirer et est trop lent. Dès que nous avons eu en mains les germinations de *Impatiens Balsamina*, nous l'avons abandonné.

Nous exposerons ensuite nos expériences sur *Zea Mais* et *Impatiens Balsamina*, attachant surtout de l'importance à cette dernière plante que nous avons pu obtenir aisément en grande quantité ¹⁾ et qui a permis d'établir des tableaux quantitatifs. Nous avons peu travaillé les germinations de *Zea Mais*, à cause de la nature particulière de l'hypocotyle, comme nous l'expliquerons plus loin.

A. FRAGMENTS DE TIGES.

1) *Salix* sp. et *Cacalia articulata* ont été étudiés dans les laboratoires de l'Institut de Botanique de Liège, en collaboration avec Melle H. BELTCHEVA de l'Université de Sofia (BOUILLENNE & BELTCHEVA), 1930—1932, 15^{bis}).

1) Origine: Zaadhandel L. DROOP, Soekaboemi, Preanger, Java.

Des rameaux de *Salix* cueillis en février et mars 1930, ont été rapportés au laboratoire et traités soit sur sable, soit en solutions minérales alimentaires (SACHS, KNOP, MARCHAL). A cette époque nous avions surtout en vue d'étudier le métabolisme des sucres en corrélation avec l'apparition des racines.

Les boutures de *Salix* (toutes des extrémités de branches) ont fait apparaître de nombreuses racines, mais ces racines n'étaient point de formation nouvelle, elles venaient de germes préformés.

Cacalia articulata, cultivé dans les serres de l'Institut de Botanique de Liège, était dans cette saison de l'année en pleine végétation. Les tiges courtes, herbacées, épaisses, portaient une touffe de 4 à 5 feuilles.

Les boutures que nous en avons faites ont été traitées comme celles de *Salix*. Elles n'ont manifesté de racines que sur les fragments de tiges portant des feuilles. Ici, il n'y a pas de germes préformés de racines; celles qui poussent proviennent de nouveaux méristèmes radiculaires au niveau de la blessure. Quand les feuilles sont tombées avant l'expérience, ou bien quand nous les avons enlevées expérimentalement, il ne s'est point formé de racines, et le liquide de culture, eau ou solution minérale, s'est rempli de bactéries, de moisissures, d'algues.

Mais, dès que des feuilles nouvelles se sont formées au sommet de ces fragments de tiges, on a vu apparaître des racines; les rameaux résistent progressivement à l'attaque des micro-organismes. Ces méristèmes radiculaires sont donc liés à la présence des feuilles.

Pour les deux plantes, dans le cas de bouturage sur sable, les portions basilaires des boutures, là où apparaissaient des racines, avaient une teneur en sucres supérieure à celle des portions du sommet. En milieu liquide, les mêmes portions basilaires avaient une teneur inférieure en sucres totaux, comme si ceux-ci avaient, par la coupure, diffusé dans les solutions minérales ou dans l'eau. Cette constatation est plus évidente encore pour *Cacalia articulata* à cause de la pullulation d'organismes dans le milieu liquide.

Nous avons conclu que:

La néoformation des racines est sous la dépendance des activités photosynthétiques des feuilles (1)

Les boutures dont la base est placée dans l'eau, y laissent diffuser, en l'absence de feuilles, des substances organiques en grande quantité ¹⁾. (2)

1) La présence de feuilles favorise souvent une cicatrisation rapide.

2) *Raphidophora peploïdes* (Aracées provenant du Jardin Botanique de Buitenzorg). L'expérience a duré plus de trois mois (de mai à août). Les fragments de tiges, avec ou sans feuilles sont tous restés bien portants. Aucune racine n'a apparu. De la blessure, sort un mucilage transparent.

Quelques bourgeons qui n'avaient pas été enlevés, probablement parce qu'ils étaient invisibles, dans le cas d'expériences avec des boutures sans feuilles, grossissent et se développent.

Ce matériel résiste admirablement aux bactéries, mais il est trop lent. Nous l'avons abandonné à la fin du mois d'août.

3) *Bryophyllum Calycinum* (Jardin Botanique de Buitenzorg). Les tiges sont découpées en segments de 10 cm. environ, comprenant plusieurs nœuds et entre-nœuds. L'expérience commencée le 7 mai, n'a donné de résultats que le 25 mai; ce matériel est lent. A cette dernière date, les fragments de tiges dépourvus expérimentalement de feuilles et de bourgeons axillaires n'ont pas donné de racines. Ils commencent à moisir, deviennent noirâtres; l'eau est remplie d'algues et de moisissures comme dans le cas de *Cacalia* (conclusion 2). Les boutures dont la coupure basale avait été paraffinée préventivement pour empêcher toute diffusion, n'ont cependant pas poussé de racines; nous appliquons à cette constatation la conclusion (1), établie pour *Cacalia*.

Les segments qui ont conservé leurs feuilles, (une paire de feuilles opposées) restent bien portants et donnent brusquement des racines entre le 20 et le 25 mai.

Les boutures avaient été classées en deux lots d'après leur origine sur la plante et la forme de leurs feuilles: le premier portant des feuilles de base, larges, entières, légèrement dentées; le second ayant des feuilles de sommet, pennatiséquées, à folioles largement dentées. Les fragments à feuilles de sommet ont des racines tandis que ceux à feuilles de base n'en n'ont point. Mais, chose curieuse à signaler, ces feuilles de base montrent, au fond de chaque dent, une touffe de petites racines de 5 à 10 mm., tandis que les feuilles de sommet sont restées sans changement. On sait que *Bryophyllum Calycinum*, cultivé normalement, ne forme pas de racines visibles sur les feuilles, et que des feuilles isolées sur le sol développent abondamment les germes de racines et de bourgeons qui sont préformés à chaque dent du limbe.

De l'expérience ci-dessus, nous constatons que: 1) les segments

de tiges de sommet, munis de leurs feuilles, forment des racines à leur base; 2) les segments de tiges de base munis de leurs feuilles ne forment pas de racines à leur base (voir Planche I).

Pouvons-nous conclure à une différence d'activité photosynthétique des feuilles en ce qui concerne la génération racinaire? Evidemment non, puisque les deux espèces portent des germes qui, dans un cas se développent (feuilles de base) et dans l'autre cas restent à l'état d'embryons (feuilles de sommet). Mais nous pouvons supposer que les produits photosynthétiques servant à l'initiation et au développement des racines voyagent rapidement des feuilles du sommet vers la tige tandis qu'ils restent accumulés dans les feuilles et les pétioles des feuilles âgées ou circulent avec beaucoup de lenteur. Nous supposons aussi que les fragments de tiges de base, placés dans les mêmes conditions que les segments du sommet, c'est-à-dire, recevant les produits plasmiques amenés des feuilles, se comporteraient de la même façon.

L'expérience suivante vérifie ces deux hypothèses: un segment de base, portant une paire de vieilles feuilles, est préparé de telle manière que ce nœud est surmonté de trois entre-nœuds et de trois nœuds qui ont été privés de leurs feuilles au moment de l'expérience. Ils doivent contenir, selon nous, une certaine quantité de produits provenant des trois paires de feuilles supérieures. En effet, avec dix jours de retard sur les expériences précédentes, au niveau de la coupure de ce segment de base, se sont formées deux épaisses racines de deux cm. de long. La différence fondamentale entre les deux résultats de la première expérience: apparition et développement de germes radiculaires dans un cas, développement de germes préformés dans l'autre cas, s'expliquera lorsque nous aurons exposé le rôle des produits de nutrition dans la génération et le développement radiculaires (voir page 61).

Dans la première expérience relatée sur *Bryophyllum*, nous avons soigneusement recueilli les racines apparues sur la tige ou sur les feuilles et nous en avons établi les poids secs. Ces résultats sont exposés au tableau II. Il va sans dire que pour cette comparaison, nous avons choisi des fragments de plantes aussi semblables que possible en poids frais et surface foliaire.

TABLEAU II. *Bryophyllum Calycinum*.

Poids sec des racines apparues :

sur segments du sommet	5,3 mg.
sur feuilles de segments de base	10,0 mg.

Nous ne pouvons établir d'égalité dans les poids secs ; ces quantités varient du simple au double, au profit des racines apparues sur les feuilles de base ; il est vrai qu'ici les méristèmes ont été formés préalablement.

Nous supposons que la translocation des produits nécessaires à la formation et à la croissance radiculaires n'était pas complète au moment de la prise de poids secs, et que la déficience dans le poids sec des racines formées sur les segments supérieurs des tiges, en face du poids sec des racines apparues sur les feuilles de base, est due très probablement à la lenteur de translocation des substances nécessaires venant des feuilles vers la tige, par rapport à la facilité d'utilisation sur place dans les feuilles de base et qu'il restait dans la tige de *Bryophyllum* une certaine quantité des substances qui nous occupent.

Le seconde expérience sur *Bryophyllum*, dans laquelle on observe un retard de 10 jours dans l'apparition des racines à la base de la bouture et aussi les expériences de WENT (1932) (70) appuient cette façon de voir. — Nous pouvons donc, avec raison, conclure que :

Dans la tige de *Bryophyllum*, il existe, après la suppression des feuilles, une certaine quantité de substances formatrices de racines (3)

Les substances plasmiques venant des feuilles supérieures de *Bryophyllum* passent donc normalement dans la tige et peuvent provoquer des néoformations radiculaires sur les parties basales de celle-ci (4)

Ces mêmes substances venant des feuilles inférieures restent sur place ou circulent vers la tige avec une très grande lenteur ¹⁾. (5)

Nous ne confirmons donc pas entièrement les résultats que WENT a formulés, voir (54).

Les fragments de tige de *Bryophyllum* qui avaient été privés de

1) Nous supposons donc ici que ce sont les mêmes substances qui provoquent la génération et l'accroissement des racines sur les feuilles et sur les tiges. Des expériences devront évidemment prouver ce point de vue.

leurs feuilles, mais non pas des bourgeons axillaires, se sont comportés exactement comme *Cacalia*. Ils ont paru périr, attaqués par des bactéries et des moisissures pendant un certain temps; le liquide qui baignait la base était envahi d'algues; vers le 25 mai, les bourgeons ont commencé à se développer. Dès que ceux-ci eurent formé des feuilles vertes étalées, moisissures et algues diminuèrent et un mois plus tard, des racines apparaissent à la base du segment de tige.

Chez *Bryophyllum* comme chez *Cacalia*, les feuilles des bourgeons en voie de développement empêchent la mort du segment de tige qui les porte et provoquent la naissance de racines (voir conclusion 2).

D'où: feuilles ou bourgeons empêchent la mort des fragments de tiges (6)

D'autre part, sur des segments de tige dépourvus de feuilles et de bourgeons, incapables donc de produire des racines, nous avons essayé (voir technique de WENT sur *Acalypha*) d'en faire apparaître expérimentalement par l'action de substances diverses, incorporées à de la gélose, et déposées en couches minces sur la partie supérieure des boutures, dont l'épiderme ou l'écorce a été enlevée par grattage.

Les expériences avec glucose à $1\frac{1}{2}\%$, extrait de malt à 1, $1\frac{1}{2}\%$, avec un mélange des deux, en parties égales, donnant une concentration totale de $1\frac{1}{2}\%$ et 3% , avec diverses portions d'extraits de son de riz, n'ont donné aucun résultat sur *Bryophyllum Calycinum*. Nous avons pu réaliser sur *Impatiens Balsamina*, une série d'expériences analogues, mais plus nombreuses, plus poussées. Nous y renvoyons le lecteur.

4) *Ficus* (div. sp. recueillies dans le Jardin Botanique de Buitenzorg).

Nous avons donné plus haut (p. 6) la liste complète de ces espèces.

Elles ont toutes été choisies parmi les *Ficus* qui, à l'état de nature, manifestent le plus grand nombre de racines aériennes. Des rameaux bien vigoureux, d'un mètre de long, sont découpés selon la technique décrite par WENT pour *Acalypha Wilkesiana*: un segment sur deux alternativement, a été dépourvu de feuilles.

L'expérience a duré depuis le 5 juin jusqu'à la fin août. A cette date, beaucoup de segments étaient morts, cependant *Ficus elastica* et *F. retusa* var. *nitida* sont encore vivants, ont conservé leurs feuilles et ont poussé de nouveaux bourgeons. Aucun segment n'a formé de racines.

Nous n'avons donc pu faire d'expériences sur ce matériel aussi étonnamment réfractaire à la formation des racines dans les conditions où nous avons placé les boutures.

5) *Salix tetrasperma*. Après 10 jours, un seul segment a formé une seule racine; les autres segments sont morts; *Cissus* sp. et *Cayratia* (Vitacées) sont morts; *Hibiscus Tiliacaeus* a séché aussitôt; *Spilanthès acmella*, provenant d'une rizièrre inondée à Tjampes, a formé de nombreuses racines, mais cette plante ne résiste pas aux moisissures. De plus, les racines que nous avons obtenues sur les entrenœuds sont préformées.

B. HYPOCOTYLES DE PLANTULES EN GERMINATION.

1. *Zea Mais*.

Les processus de germination de cette plante classique dans les laboratoires de biologie ne seront pas décrits ici, mais nous signalerons que, dès les tous premiers stades de la germination, alors que la plantule n'a pas plus de 10 mm. de long, des germes de racines existent déjà au premier et au deuxième nœuds (voir Fig. 5, A et B).

En chambre noire, l'hypocotyle s'allonge jusqu'à 3 cm. sans étiolement maladif.

Lorsque, très tôt, on incline expérimentalement l'hypocotyle pour qu'il touche le sable humide, les feuilles étant présentes, des racines de néoformation apparaissent sur toute sa longueur; mais, si l'on tarde quelques jours, dans le but d'obtenir un fragment d'hypocotyle assez long et manipulable de 1½ à 2 cm., toutes conditions restant identiques, les tissus de l'hypocotyle ne forment plus de racines.

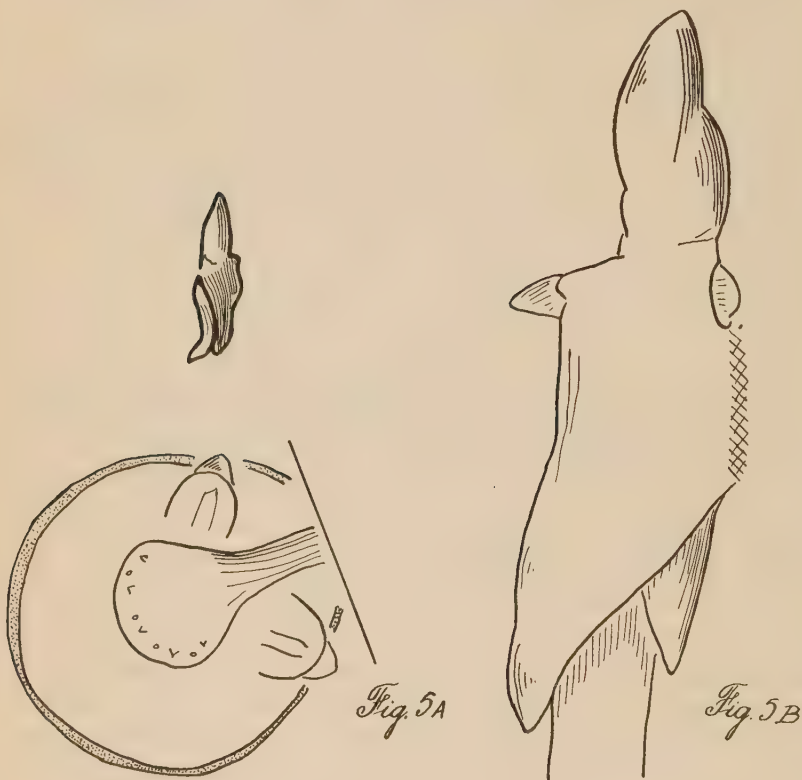
En effet, ils deviennent secs et sclérenchymateux. La couronne des racines préformées au premier nœud s'allonge et vient s'implanter par dessus l'hypocotyle dans le sable humide. Elle tient la plante debout; si l'on supprime les racines de cette couronne à mesure de leur apparition, la jeune plante en voie de croissance s'affaisse; mais de nouvelles racines apparaissent à ce nœud et aux suivants selon l'âge des plantules.

Les hypocotyles de *Mais* ne seront donc utilisables pour nos expériences qu'avant d'être à ce stade de lignification très tôt atteint. Mais, comme à ce moment ils sont trop courts pour être isolés et traités, nous n'avons rien pu tirer de ce matériel. D'autant qu'il fut impossible de ralentir cette évolution spontanée des tissus, même, par exemple, en maintenant la base de la plante dans l'eau ou l'air humide.

En réalité, ce matériel excellent en principe, est fort désagréable;

nous avons perdu beaucoup de temps à chercher en vain, une technique appropriée.

Nous n'avons donc obtenu à aucun moment de nouvelles racines sur les hypocotyles suffisamment longs, qu'ils soient encore jeunes ou déjà lignifiés (la touffe des racines principales préformées à la base est enlevée systématiquement). Lorsque les feuilles se développent, une multitude de racines s'obstine à apparaître aux divers nœuds inférieurs de la tige. Il y a nettement une corrélation entre les feuilles et les



racines (voir *Cacalia*); mais celles-ci ne parviennent pas à se former sur l'hypocotyle après l'époque des toutes premières phases de la germination (voir Planche I, Photo 2).

Enfin, les racines n'apparaissent pas davantage sur les hypocotyles, lorsque ceux-ci sont traités comme l'indique la technique (voir page 8): débarrassés de la tige et des feuilles, placés dans des godets contenant de l'eau de la distribution de Buitenzorg et mis en contact avec diverses substances.

2. *Impatiens Balsamina.*

Nous avons dit (III) que la germination de *Impatiens Balsamina* est très régulière. A l'obscurité, sur papier filtre humide, elle se produit en 3 ou 4 jours.

A ce moment, la racine principale est développée (1 à 2 cm. de long) et est accompagnée à la base de l'hypocotyle de 4 petites racines adventives. Dans les conditions de nos expériences, il arrive souvent que deux racines adventives supplémentaires apparaissent à l'extrême base de l'hypocotyle. Il ne s'en forme pas davantage, même après un long temps, chez les plantules saines et non blessées. (Fig. 6 et 7.)

Après repiquage sur sable humide, à l'obscurité, les jeunes plantules grandissent rapidement.

Le même nombre de racines (5 ou 7) se maintient à la base de l'hypocotyle après que la plantule est transportée à la lumière du laboratoire. Ces racines s'allongent dans le sable de la culture sans se ramifier et elles peuvent atteindre en peu de temps (10 à 15 jours) une longueur de 10 cm.

Cependant il y a une sorte de balancement entre la longueur de la racine principale et celle des 4 ou 6 autres racines: lorsque la racine principale est très longue et forte, les racines latérales sont peu développées et réciproquement. Les deux racines supplémentaires (6^e et 7^e) sont généralement plus petites et orientées horizontalement. — Dans la suite de nos expériences, nous appellerons ces premières racines (racine principale + racines adventives de l'embryon) la touffe des racines principales.

Les cotylédons qui, à l'obscurité, sont jaunes et encore enveloppés dans les téguments séminaux, s'étalent à la lumière et verdissent normalement.

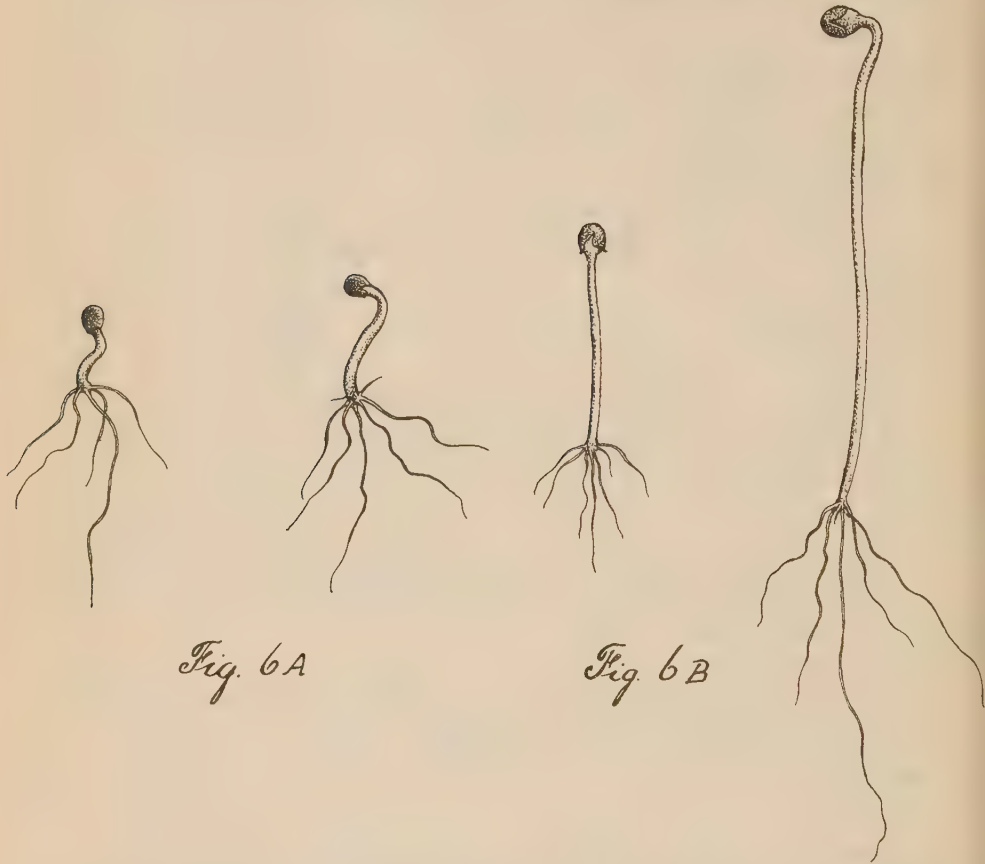
Un certain nombre de plantules ne réussissent pas à verdir leur cotylédons et meurent bientôt. Ce fait n'est pas en rapport avec la longueur de la plantule et la durée de son séjour à l'obscurité; nous le démontrerons plus loin.

Il est cependant évident que les plantules ayant poussé à l'obscurité pendant 5 à 7 jours sont un peu étiolées. Mais aucun indice de défaillance ne nous est apparu dont l'obscurité aurait été responsable.

Livrées à elles-mêmes, sur sable devant la fenêtre du laboratoire, où jamais le soleil ne les éclaire directement, elles se maintiennent en excellent état pendant 10 semaines et plus.

Mais elles manifestent un développement ralenti; si les cotylédons s'élargissent un peu et leurs pétioles s'allongent, les feuilles de la gemmule ne se montrent que rarement, jamais avant une vingtaine de jours et elles restent petites et fragiles. De plus, nous n'avons jamais vu, dans ces conditions, de racines nouvelles se former sur la partie aérienne d'un hypocotyle bien portant et dressé.

Dès que les plantules sont placées à la grande lumière d'une serre,

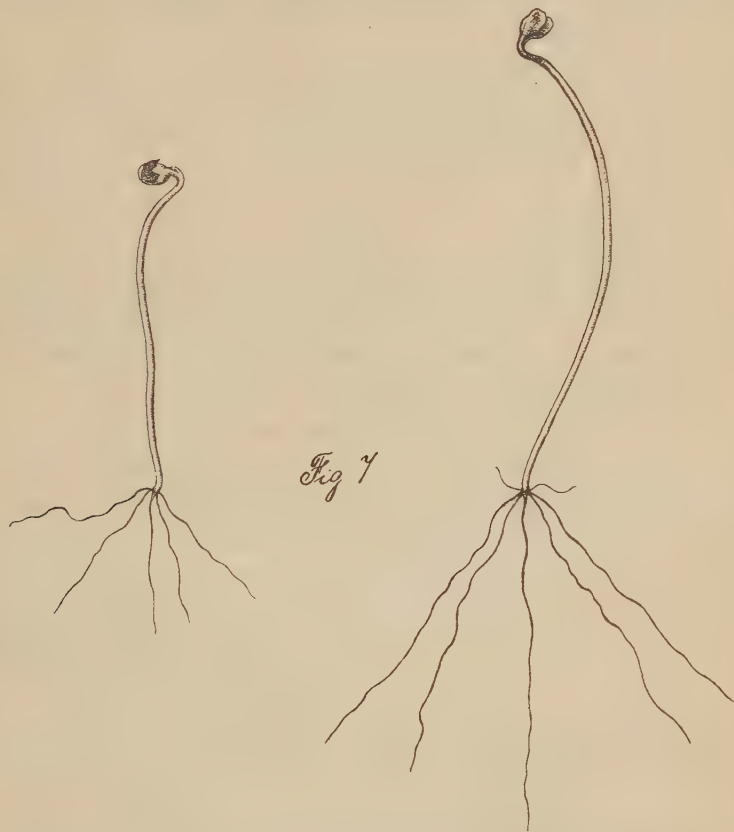


tout le métabolisme s'amplifie aussitôt: les cotylédons grandissent, les feuilles se forment, la tige s'allonge, les feuilles s'agrandissent et aussitôt un grand nombre de racines apparaissent, non seulement sur l'hypocotyle, mais aussi, quand celui-ci reste court, sur les nœuds inférieurs de la tige.

Dans les processus de la germination, chez *Impatiens Balsamina*, on constate d'abord l'apparition d'un nombre limité (5—7)

de racines préformées à la base de l'embryon, — ensuite, à une lumière vive et dès l'apparition des feuilles normales, une néoformation de racines extrêmement abondantes le long de l'hypocotyle. (7)

Nous ferons remarquer que notre étude ne concerne pas les phénomènes généraux de la croissance. Nous nous adressons ici à des hypocotyles de *Impatiens Balsamina* sortant de l'obscurité. Nous essaye-



rons de faire apparaître expérimentalement des racines là où ne s'en forment pas spontanément dans les conditions de l'expérience.

Nous travaillons avec un matériel jeune, n'ayant d'autres réserves que celles contenues dans les cotylédons. Nous plaçons ces cotylédons à l'obscurité ou dans une lumière atténuée qui ne leur permet pas de faire de synthèses nouvelles en quantité appréciable. — Au moment où nous les utilisons, les plantules ont, selon les cas, de 5 à 10 cm. de hauteur; le plus grand nombre d'expériences est fait avec des

plantules de 7 cm. Ces plantules servent à nous fournir des hypocotyles isolés qui sont débarrassés de leurs cotylédons et de leur gemmule, ainsi que de la touffe des 5—7 racines principales. Ils ont ainsi une longueur uniforme de 6 cm. Dans les conditions où nous les employons, ils n'ont pas de racines préformées au-dessus du sol, que ce soit à l'obscurité, que ce soit à la lumière du laboratoire (voir Fig. 1 et tableau III, les deux premières colonnes).

Sauf quand nous l'indiquerons, nous n'avons employé que des hypocotyles entiers.

V. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX SUR *IMPATIENS BALSAMINA*.

Modifications expérimentales des plantules et de l'hypocotyle.

1. TRANSPORT DE LA PLANTULE EN MILIEU LIQUIDE.

Les racines principales et la partie inférieure de l'hypocotyle plongent dans l'eau. Quand la hauteur de l'eau dépasse la moitié de l'hypocotyle, la plantule meurt par asphyxie.

Des racines en néoformation apparaissent sous la surface de l'eau, au-dessus des 5 à 7 racines de la base.

Ces nouvelles racines se montrent successivement en ordre acropète. De plus, elles sont disposées les unes au-dessus des autres en 4 files correspondant aux 4 pôles ligneux de la structure primaire de l'hypocotyle. Cette structure avec pôles ligneux centripètes indique que la base de l'hypocotyle a une disposition anatomique caractéristique des stèles de racines. Le méristème des nouvelles racines prend naissance dans le péricycle du cylindre central en face des pôles ligneux primaires.

Au delà de 30 jours, la croissance des racines principales préformées cesse et elles pourrissent. Pendant ce temps, les racines principales ne se ramifient pas (exception faite dans le cas où elles sont blessées, voir plus loin tableau IV). Leur longueur, après 20 jours, est à peu près la même dans les divers milieux de culture: sable et eau ordinaire (voir tableau III); 5 ou 7 racines de 60 à 70 mm. de moyenne. — Nous verrons plus loin (tableau V) que l'état des cotylédons a une importance considérable sur le comportement des racines ainsi que sur la mortalité des plantules.

Dans l'eau, sur ces 5 ou 7 racines préformées, on constate parfois un fort petit nombre de ramifications (voir tableau III). Celles-ci ne se

développent guère: elles se trouvent sur les plus longues racines préformées lorsque celles-ci sont à l'extrême limite de leur croissance. Nous n'avons pu, jusqu'à présent, rien constater d'analogue dans le même temps sur les cultures sur sable, sauf dans les cas de blessures (tableau IV) ¹⁾.

D'autre part, les hypocotyles dans les cultures sur sable, ne portent pas de racines adventives, mais dans l'eau, celles-ci apparaissent toujours. Leur nombre et leur longueur sont variables selon les plantules; elles ne se ramifient qu'accidentellement. Le nombre moyen de 8 racines (la plus longue de 10 mm.) exprime bien l'ordre d'importance de cette néoformation dans l'eau. Ces nouvelles racines continuent à vivre pendant des mois, alors que les racines principales préformées s'atténuent et meurent.

Nous tirerons, comme conclusions, de cette simple expérience:

Le nombre des racines préformées à la base de l'embryon est toujours le même: 5 ou 7 racines s'allongeant sans se ramifier; (8)

Des ramifications n'apparaissent guère que sur les plus longues et après un long temps, à la fin de leur croissance; . . . (9)

Dans sa partie aérienne, sur sable l'hypocotyle jeune ne porte pas de racines adventives en néoformation: il n'a jamais que le groupe de racines préformées à son extrémité inférieure; dans l'eau, il produit des racines adventives de néoformation qui ne se ramifient pas et dont le nombre et la longueur sont soumis à certaines règles que nous allons tâcher de mettre en évidence . (10)

Voir tableau III page 26.

2. SUPPRESSION PARTIELLE OU COMPLÈTE D'UNE OU DE PLUSIEURS RACINES PRINCIPALES PRÉFORMÉES.

Cette expérience réalisée à la lumière du laboratoire donne le même résultat sur sable et dans l'eau. Voici au tableau IV, le comportement des plantules, d'une part, auxquelles nous avons enlevé complètement une ou plusieurs racines préformées et d'autre part, dont les extrémités radiculaires ont été blessés. (Voir Fig. 8.)

Il est clair que les racines principales non blessées de nos témoins

1) Probablement il y a vieillissement précoce dans les cultures avec eau par rapport aux cultures sur sable.

TABLEAU III.

PLANTULES DE *IMPATIENS BALSAMINA*
TRANSFÉRÉES EN MILIEU LIQUIDE
RÉSULTATS OBTENUS APRÈS 20 JOURS.

	Au départ, après germination de 6 jours à l'obscurité sur sable	Plantules témoins maintenues sur sable. Moyenne sur 100 individus	Plantules transfé- rées en milieu liquide (eau ordinaire). Moyenne sur 100 individus
Racines préformées (R)	5 R (30)	5 R (70)	5 R (65)
Racines latérales (ra- mifications de R) . .	0	0	1.5 (Λ)
Néoformation de raci- nes adventives sur l'hypocotyle (r) . . .	0 r	0 r	8 r (10)
Ramifications sur cel- les-ci	0	0	0.7 (Λ)

() = en exposant, la longueur en mm. de la plus longue racine apparue dans la catégorie indiquée.

(p) = pointe radiculaire, simple bourrelet méristématique, visible à la loupe.

(Λ) = pointe radiculaire un peu plus proéminente que (p), ne dépassant pas 2 mm. de longueur.

ne se ramifient pas, qu'elles soient dans le sable ou dans l'eau. Elles s'allongent régulièrement comme nous l'avons précisé dans le Tableau III.

Dans l'eau, sur l'hypocotyle, une dizaine de racines adventives en néoformation apparaissent (comme chaque fois que les tissus sont en contact avec l'eau).

Lorsqu'on enlève, soit l'une quelconque des racines de la touffe principale, soit 2, soit 4, des ramifications latérales se développent sur le tronçon proximal de la ou des racines sectionnées aussi bien que sur les racines laissées intactes. Dans l'eau, ces ramifications latérales sont en nombre fort comparable dans les diverses plantules; il s'en est formé moins dans le sable, mais elles sont plus longues.

L'hypocotyle subit également le contre-coup du sectionnement des racines principales. Dans le sable, de petites racines ont apparu à la base (voir Fig. 8) alors que d'ordinaire on n'en voit qu'après fort longtemps et lorsque les plantules sont placées au soleil. Dans l'eau cette influence

TABLEAU IV.

SUPPRESSION OU BLESSURES DES RACINES PRINCIPALES.

Lots de plantules après 7 jours de germination à l'obscurité.

	Au départ	Sur sable après 20 jours		Au départ	Plantules intactes	Dans l'eau après 20 jours		
		Plantules intactes	Plantules amputées de 2 R			Plantules amputées de		Plantules dont les racines ont été blessée aux ex- trémités
						1 R	4 R	
Racines préfor- mées (R) .	5 R (20)	5 R (60)	3 R (50)	5 R (30)	5 R (65)	4 R (65)	1 R (60)	5 R
Racines latéra- les (ramifica- tions de R) .	0	0	5 (20)	0	0	11 (10)	12 (Λ)	6 (10)
Racines adven- tives (r) néo- formées sur l'hypocotyle .	0 r	0 r	4 (Λ) r	0 r	14 r (20)	10 r (30)	9 r (10)	9 r (10)
(Ramifications de r)	0	0	0	0	0	0	0	0

est effacée par celle de l'immersion qui, dans les plantes entières comme dans les plantules à racines blessées, fait apparaître des néoformations radiculaires le long de l'hypocotyle (voir page 25).

Qu'il s'agisse de nouvelles racines apparaissant sous forme de ramifications des racines principales ou qu'il s'agisse de racines adventives sur l'hypocotyle, les causes provoquant une néoformation radiculaire déterminent dans les deux cas une moyenne de 10 racines (dans l'eau); les racines principales réagissent de la même manière que l'hypocotyle.

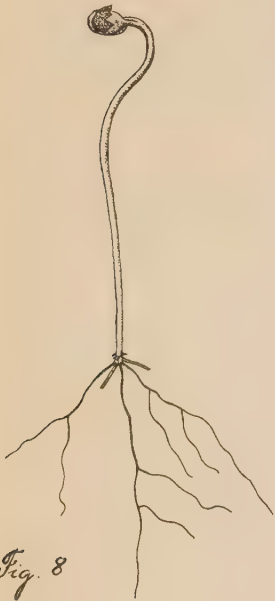
Nous concluons que:

L'amputation d'une ou plusieurs racines principales ainsi que la blessure à l'une d'entre elles provoquent: 1°) l'apparition de racines latérales sur les racines intactes ou sur les tronçons proximaux des racines blessées (11)
2°) la néoformation de racines adventives sur l'hypocotyle, même dans les cultures sur sable, à la base aérienne de l'hypocotyle (12)

L'amputation expérimentale ou la blessure agissent de la même manière que l'âge (la grande longueur) des racines principales. Elles ne se ramifient que lorsque leur extrémité distale périlite.

Il y a, de plus, **un phénomène de corrélation très net entre les racines nouvelles apparaissant sur un hypocotyle et les ramifications sur les racines principales** (13)
(voir WENT 1932 (74).

Il révèle la présence d'un facteur néoformateur qui déclanche dans ces deux organes des phénomènes pareils, en nature (racines) et en quantité (moyenne, 10).



On pourrait interpréter cette corrélation de plusieurs manières en faisant intervenir, ou bien les Wundhormonen de HABERLANDT, ou bien le jeu des actions de masse qui, d'après LOEB, produisent des phénomènes de croissance dès que des substances nutritives ou autres deviennent disponibles par non utilisation à l'endroit habituel.

Nous aurons l'occasion (page 52) de mettre en évidence que le problème ne peut pas attendre de solution par la théorie des Wundhormonen. En effet, il est des hypocotyles qui bien que blessés, ne donneront naissance à aucune racine en néoformation et, en outre, la loi des masses de LOEB ne suffira pas à expliquer l'apparition de racines par le seul jeu de substances nutritives. Il faudra faire intervenir l'existence d'un facteur spécial: substances formatrices de racines que nous appellerons par un terme collectif *rhizocaline* et dont les expériences suivantes amèneront la démonstration. Ce terme est formé de ρίζα: racine, et de καλεω, j'appelle, je fais venir.

3. RACINES ADVENTIVES SUR HYPOCOTYLES, SUPPRESSION DE TOUTES LES RACINES PRINCIPALES.

Comme il y a corrélation entre les ramifications sur racines principales et les néoformations sur hypocotyles, *Impatiens Balsamina* a été pour nous un matériel excellent:

lorsqu'on supprime la touffe des 5 ou 7 racines préformées de nou-

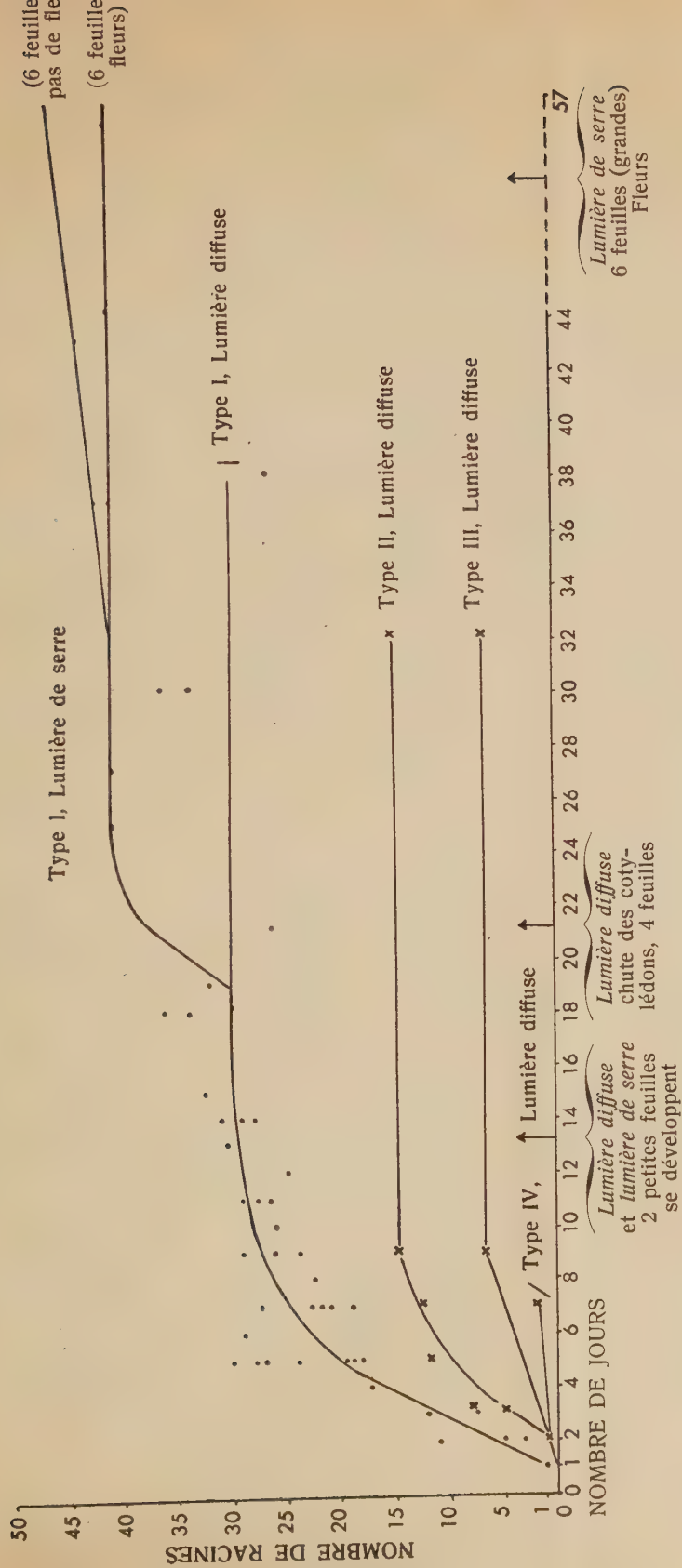


DIAGRAMME ANNEXÉ AUX TABLEAUX V ET VI

Influence de l'état des cotylédons et de l'intensité de la lumière sur le nombre des racines

Départ de la courbe à une distance de l'origine équivalente au temps nécessaire à l'apparition de la première racine (visible à la loupe). Equation de cette courbe $n = 30 - 29e^{-\frac{(t-1)}{4}}$; n = le nombre de racines,

$e = 2.73$, t = le temps en jours.

TABLEAU V.

INFLUENCE DE L'ETAT DES COTYLÉDONS SUR LE NOMBRE ET LA LONGUEUR DES
NEOFORMATIONS RADICULAIRES.

Hypocotyles de 5 à 6 cm. de long — Racines principales supprimées —
Cotylédons de vigueur diverse — Lumière diffuse du laboratoire.

ETAT DES COTYLÉDONS	N ^o . des lots de plantules	Nombre de racines nouvelles apparues après:										Moyenne après 30 jours	Mortalité (après 30 jours) + moment de la mort
		1 jour	2 jours	3 jours	5 jours	7 jours	9 jours	11 jours	14 jours	18 jours	24 jours		
TYPE I Verdisant tout de suite, larges, épais, très, vi- goureux, étalés	16/2	0	3(p)	7(Λ)	30(5)	30(15)	30(25)	—	—	—	—	—	0 ^o / _o
	16/5	0	5(p)	12(Λ)	19(10)	22(12)	22(12)	—	—	—	—	—	0 ^o / _o
	40/13	0	3(p)	—	32(20)	—	32(20)	—	—	—	—	—	0 ^o / _o
	41/2	0	—	7(5)	—	24(30)	—	32(35)	33(55)	—	—	28(25)	0 ^o / _o
	42/24 bis	0	—	—	13(15)	17(20)	—	26(25)	—	—	—	—	0 ^o / _o
	44/0	0	—	—	17(20)	21(20)	—	26(22)	—	—	—	—	0 ^o / _o
Moyenne sur 100 individus	0	3(p)	10(Λ)	21(10)	23(20)	—	28(25)	28(25)	28(25)	—	30(35)	30(40)	—

TYPE II	10/4	0	5(Δ)	9(Δ)	14(3)	15(10)	15(15)	—	—	15(20)	—	13(14)	25 ⁰ / ₀
Verdissant,	17/2	0	0	—	13(10)	15(10)	15(15)	—	—	—	—	—	—
moins vigou-	46/6	0	0	5(3)	—	—	15(10)	—	—	—	—	—	25 ⁰ / ₀
reux, peu épais,	18/1	0	—	6(Δ)	—	11(5)	—	—	—	—	—	—	25 ⁰ / ₀
peu étalés	24/1	0	0	—	10(20)	—	12(25)	—	12(25)	—	—	—	25 ⁰ / ₀
Moyenne sur 100 individus		0	1(p)	8(Δ)	12(10)	13(10)	15(18)	—	—	15(20)	—	15(35)	—
TYPE III	46/4	0	—	2(p)	—	—	4(p)	—	—	—	—	—	50 ⁰ / ₀
Verdissant,	46/9	0	—	3(Δ)	—	—	7(Δ)	—	—	—	—	—	50 ⁰ / ₀
minces, pas	24/1	0	—	7(p)	—	8(Δ)	—	8(5)	9(5)	—	—	7,2(3)	50 ⁰ / ₀
bien portants	46/8	0	—	5(3)	—	—	9(10)	—	—	—	—	—	50 ⁰ / ₀
	16/1	0	—	1(p)	5(Δ)	6(Δ)	7(5)	7(5)	—	—	—	—	50 ⁰ / ₀
Moyenne sur 100 individus		0	—	5(p)	—	—	7(5)	—	—	—	—	7(5)	—
TYPE IV	16/3	0	0	—	†	—	—	—	—	—	—	—	100 ⁰ / ₀
Restant jaunes,	17/3	0	0	—	†	—	—	—	—	—	—	—	100 ⁰ / ₀
malades, non	21/2	0	1(p)	—	4(p)	—	†	—	—	—	—	—	100 ⁰ / ₀
étalés	18/2	0	0	—	—	—	—	—	†	—	—	—	100 ⁰ / ₀
Moyenne sur 100 individus		0	1(p)	—	2(p)	—	—	2(Δ)	—	2(Δ)	—	2(Δ)	—

velles racines apparaissent sur l'hypocotyle; celles-ci ne se ramifient pas et leur numération permet de se faire une idée objective des valeurs quantitatives du phénomène de la néoformation.

En général, dans ces expériences, nous avons éliminé le groupe des racines préformées en tranchant l'hypocotyle assez haut au-dessus du sol. La partie de la plantule utilisée mesure 6 cm. de long et porte les deux cotylédons. Elle est placée dans les godets d'expérience contenant 8 cc. d'eau. Elle y plonge à demi. Tout se passe à la lumière diffuse du laboratoire. Des racines nouvelles apparaissent sur la moitié immergée de l'hypocotyle.

Le très grand nombre de plantules qui fut mis en expérience ne nous a donné aucune exception. On aperçoit déjà les racines nouvelles après 48 heures. L'ordre d'apparition est acropète. D'une manière assez régulière, un espace sans racine se marque à 1 ou 2 cm. de la coupure (au moins les racines y sont plus espacées et plus courtes) (voir Fig. 9). Cette zone est plus nette sur les hypocotyles pris à des plantules longues, dépassant 70 mm. de hauteur.

Ces nouvelles racines ne se ramifient pas (sauf dans quelques rares occasions que nous signalerons). **L'absence de ramification est favorable à la numération des phénomènes de néoformation: chaque racine correspondant à une unité (14)**

Quels sont les facteurs qui influencent le nombre et la longueur de ces racines adventives? Peut-être, pourrions-nous en les précisant, éclairer les causes de la néoformation de celles-ci.

Nous envisagerons successivement:

- a) l'état des cotylédons,
- b) la lumière, l'obscurité et la poussée des jeunes feuilles,
- c) la longueur de l'hypocotyle.

a) L'état des cotylédons.



Fig. 9

On ampute de la touffe de racines principales préformées, une série de plantules ayant germé à l'obscurité; on les place ensuite dans des godets, la base plongeant dans l'eau, comme il a été expliqué page (32). Sur un grand nombre de plantules, on choisit des lots dont les cotylédons diffèrent en épaisseur, en largeur et dans leur comportement vis-à-vis de la lumière: certains verdissent plus rapidement que d'autres; il en est qui ne verdissent point, restent longtemps enfermés dans les téguments séminaux et ensuite ne s'étalent guère.

Cette répercussion de l'état et de la manière d'être des cotylédons sur les néoformations radiculaires, se marque nettement dans les résultats du tableau V.

Ces observations ont été faites un grand nombre de fois, à la lumière du jour du laboratoire, sur des hypocotyles dont les cotylédons sont groupés en quatre types bien définis, caractérisés comme suit:

Type I. — Cotylédons épais, larges, d'aspect vigoureux, verdissant et s'étalant tout de suite à la lumière;

Type II. — Cotylédons peu épais et peu larges, verdissant et s'étalant avec lenteur. Ces cotylédons sont sains, mais moyennement vigoureux. Ils sont les plus nombreux dans nos lots de plantules;

Type III. — Cotylédons minces, qui, tout en verdissant, restent pâles, d'aspect maladif;

Type IV. — Cotylédons appartenant à des plantules malades; ils restent jaunes à la lumière et souvent ne s'étalent pas, restant enfermés dans les téguments séminaux.

Les résultats sont homogènes pour chaque type donné, bien que les numérations de racines aient été réalisées sur du matériel de provenances diverses et à différents mois de l'année.

Pour les cotylédons vigoureux (type I), les chiffres moyens de 6 expériences (tableau V) s'accordent à fort peu de chose près, avec les résultats d'une expérience similaire qui a été poursuivie pendant 57 jours (tableau VI: expérience 52bis sur 30 individus).

La courbe exprimant le nombre racines observées (diagramme annexé au Tableau V) atteint au bout de 8 à 15 jours un palier qui n'est dépassé que très légèrement après un long temps. La courbe donnée par le nombre des racines du type cotylédonnaire I est exponentielle et se résout par l'équation: $n = 30 - 29 e^{-\frac{(t-1)}{4}}$, dans laquelle n = le nombre de racines, $e = 2.73$, t = le temps en jours.

Au delà de 30 jours, interviennent des phénomènes nouveaux comme la perte des cotylédons et l'apparition des feuilles: phénomènes qui ne se marquent pas nettement dans les expériences faites à la lumière du laboratoire, mais qui se manifestent avec évidence dans la lumière d'une serre ensoleillée (voir plus loin).

Lorsqu'on considère le nombre progressif de nouvelles racines apparues pendant une trentaine de jours à peu près, jusqu'à la chute des cotylédons, par rapport aux divers types de vigueurs cotylédonnaires, on constate: 1) **que l'augmentation du nombre des nouvelles racines est d'autant plus rapide que l'épaisseur, la largeur, le verdissement des cotylédons sont plus considérables;**

2) **que le nombre total des racines atteint est en rapport direct avec la vigueur cotylédonnaire, tandis que la mortalité est en proportion inverse (15)**

A des cotylédons sains et vigoureux, correspond un maximum de 28—30 racines, longues de 35 mm.; à des cotylédons petits et minces correspond un maximum de 7 racines restant courtes. Les plantules de vigueur moyenne donnent un nombre intermédiaire et constant de néoformations de racines: 15 racines environ, ayant une longueur de 10 à 25 mm.;

3) **que, pour chaque type de cotylédons, existe un maximum de néoformations (palier de la courbe) qui reste fixe dans les conditions de l'expérience, jusqu'à la chute de ceux-ci' . . . (16)**

4) **que tout se passe donc comme si des produits nécessaires à la génération radiculaire se trouvaient dans les cotylédons en quantité limitée, variant avec la vigueur cotylédonnaire et permettant l'apparition d'un nombre limité de racines dont la longueur est également limitée (17)**

Lorsque le nombre total limite des racines est atteint, les cotylédons sont encore pourvus de réserves en carbohydrates. Dans les conditions de cette expérience, le sucre n'est pas un facteur limitant de la néoformation des racines (18)

(voir WENT (75) 1932). Ce qui confirme ce point, c'est que les racines continuent à s'allonger jusqu'au moment où les réserves de glucides s'épuisent. — Celles-ci, à notre avis, sont responsables surtout des phénomènes de développement (19)

Avant d'étudier la relation entre ces produits cotylédonnaires et le nombre et la longueur des nouvelles racines, nous avons recherché

l'influence de la lumière et celle de la poussée des jeunes feuilles sur les phénomènes radiculaires.

b) Lumière, obscurité, poussée des jeunes feuilles.

Plusieurs expériences ont été menées parallèlement, à l'obscurité continue, à la lumière diffuse du laboratoire et à la lumière directe dans une serre très éclairée ¹⁾. Elles ont duré entre 15 et 57 jours.

Les graines ont été mises à germer à l'obscurité, comme il a été dit page 8. Le 7^{ème} jour, la touffe de racines principales a été coupée et les plantules mises en expérience. Dans l'obscurité, les plantules ont continué à croître. Les cotylédons sont restés jaunes, enveloppés dans les téguments; ils se sont légèrement agrandis: de 5 mm. de long et de 3 mm. de large, ils sont devenus, après 15 jours, de 9 mm. de long et 7 mm. de large. La gemmule ne s'est pas développée; l'hypocotyle s'est considérablement allongé: de 60 mm. à 170 mm. vers le 15^{ème} jour. A la lumière diffuse du laboratoire, les cotylédons, ont verdi, se sont étalés et ont grandi; la gemmule ne s'est pas souvent développée. Rarement après une vingtaine de jours, elle commence à pousser deux feuilles qui restent petites. (Voir Fig. 10.)

A la lumière en serre, les cotylédons se sont élargis jusqu'à mesurer après 15 jours, 17 mm. de long et 15 mm. de large; ils ont continué d'ailleurs à se développer jusqu'à leur chute, qui se produit vers le 25^{ème} jour; ils ont alors 28 mm. de long sur 23 mm. de large. Ils manifestent une couleur verte intense; la gemmule a réalisé de une à trois paires de feuilles, progressivement après 15, 30 et 45 jours environ. (Voir Fig. 11, 12 et 13).



Fig. 10

1) Dans les régions équatoriales, la serre n'a d'autre utilité que de protéger contre les averses, les cultures expérimentales.

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE
SUR LE NOMBRE ET LA LONGUEUR

Plantules ayant germé pendant 7 jours à l'obscurité
et mises

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES	N°. DES LOTS				
		2 jours	5 jours	8 jours	9 jours
Obscurité continue					
Plantules type II; les cotylédons restent jaunes, la gemmule ne se développe pas	Moyenne sur 31 individus	8 ($\wedge$)	15.9 (10)	16 (15)	16 (1)
Lumière diffuse					
Type I; la gemmule ne se développe pas	(Exp. 52bis) Moyenne sur 30 ind.	11 (8)	19.5 (15)	23 (17)	24 (1)
Type II; la gemmule ne se développe pas	" " 30 "	4 (8)	10 (10)	13 (15)	—
Type II; la gemmule se développe en 2 petites feuilles (voir fig. 10)	(Exp. 28/4) Moyenne sur 5 ind.	—	—	6 (5)	—
Type II; gemmule amputée	(Exp. 43/3) Moyenne sur 10 ind.	—	4 (8)	—	13 (1)
Type II; cotylédons amputés	(Exp. 39) Moyenne sur 10 ind.	—	—	—	7 ($\wedge$)
Lumière de la serre					
Type I; la gemmule se développe: 6—8 grandes feuilles	Moyenne sur 10 ind.	3 ($\wedge$)	—	(altération de)	
Type I; la gemmule se développe: 4—6 petites feuilles; fleurs	" " 30 "	11 (6)	24 (25)	26 (25)	27 (1)
Type II; gemmule amputée.	(Exp. 45 et 52) Moyenne sur 10 ind.	—	8 (5)	—	—
Type II; gemmule se développe en 6 feuilles	" " 10 "	—	—	12 (50)	—

VI.

DE LA PRÉSENCE DE FEUILLES

DES NÉOFORMATIONS RADICULAIRES.

uis amputées de leurs racines principales
odets dans l'eau.

NOMBRE DE RACINES NOUVELLES APRES :													MORTALITÉ † MOMENT DE LA MORT
11 jours	13 jours	15 jours	19 jours	21 jours	23 jours	25 jours	27 jours	34 jours	39 jours	44 jours	53 jours	57 jours	
16.5 (16)	16.5 (16)	17 (16)	18 (16)	†	—	—	—	—	—	—	—	—	100 ⁰ / ₀
24.5 (17)	25 (17)	25 (20)	25 (20)	26 (25)	26 (25)	26 (25)	26 (25)	26 (27)	26 (28)	26.5 (30)	27 (30)	28 (35)	20 ⁰ / ₀
15 (15)	—	—	†	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25 ⁰ / ₀
16 (20)	—	—	—	—	—	—	—	16 (100)	—	—	—	—	0
—	15 (15)	—	†	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25 ⁰ / ₀
—	—	—	—	—	—	—	9 (^)	†	—	—	—	—	100 ⁰ / ₀
accidentelle) racines			—	—	8 (60)	—	—	37 (80)	43 (150)	44 (280)	—	46 (370)	—
28 (25)	81 (25)	32.5 (30)	—	33 (32)	41 (35)	41 (50)	41 (50)	41.5 (60)	41.5 (60)	42 (60)	42 (60)	42 (60)	25 ⁰ / ₀
2 feuilles se développent			chute des cotylé- dons-4 feuilles				6 feuilles-fleurs						
18 (45)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25 ⁰ / ₀
13 (85)	—	14 (90)	—	19 (105)	—	—	—	25 (120)	—	28 (125)	30 (127)	30 (130)	—

Nous avons, en outre, exposé aux différents éclairages des plantules amputées soit de leurs cotylédons, soit de leur gemmule.

Les résultats sont donnés au tableau VI.

A l'obscurité ou à la lumière diffuse du laboratoire, le nombre et la longueur des racines qui apparaissent sur la base de l'hypocotyle muni de cotylédons de même type, sont les mêmes . (20)

Dans les deux cas, il se produit, dans les premiers jours (1^{er} au 8^{ème}), un certain nombre de racines; puis un ralentissement se manifeste (8^{ème} au 15^{ème} jour) et enfin un arrêt (vers le 20^{ème} jour) dans l'apparition des racines (voir diagramme annexé au tableau V).

La lumière diffuse n'augmente pas, même après 40 jours, le nombre de celles-ci, que les gemmules se développent ou non en jeunes feuilles (exp. 28/4).

L'apparition des jeunes feuilles en lumière diffuse n'influence pas la génération radiculaire (21)

Mais par contre, elle influence considérablement la longueur des racines existantes (22)

Celles-ci augmentent alors en longueur du simple au triple (35 à 100 mm.) (voir Fig. 10). Cette influence coïncide avec les phénomènes de photosynthèse qui ont lieu dans ces feuilles et non avec une quelconque action du sommet végétatif (23)

En effet, la suppression de celui-ci (expérience 43/3) ne paraît avoir aucune influence sur le nombre et la longueur des racines de néoformation.

L'apparition et l'accroissement des méristèmes radiculaires dépendent uniquement, dans les premières phases du développement de la plantule, de substances contenues dans les cotylédons (24)

L'amputation de ceux-ci, en respectant la gemmule un peu développée (exp. 39) provoque: 1) une diminution (50% environ) du nombre des racines néoformées et 2) un arrêt total dans leur développement, car les quelques racines apparues restent à l'état de pointes méristématiques. L'action génératrice et nutritive des réserves cotylédonnaires sur les racines est ainsi démontrée.

Remarquons, encore à propos de l'expérience (39), que le nombre de racines apparues (9_Λ) confirme les résultats habituellement obtenus dans le tableau I.

A la lumière de la serre, les dimensions considérables prises par les cotylédons font prévoir un supplément nutritif qui peut être utilisé pour l'allongement des racines. Dans les expériences 45 et 52, plan-

tules type II, où nous avons supprimé, dès le début, la gemmule, le nombre des racines reste le même qu'à l'obscurité et à la lumière diffuse (voir conclusion 17); mais leur longueur est plus grande.

Lorsque la gemmule peut se développer librement, plusieurs paires de feuilles s'étalent, qui atteignent des dimensions appréciables; la longueur des racines devient impressionnante, 60 mm. quand les feuilles restent très petites, 130 mm. quand elles sont plus grandes, 370 mm. quand elles sont très grandes. (Voir Fig. 11, 12, 13). Et après la chute des deux cotylédons, les grandes feuilles deviennent capables de provoquer l'augmentation continue du nombre des racines nouvelles sur l'hypocotyle. — Les feuilles bien développées prolongent donc la double action des cotylédons.

En résumé, les cotylédons réalisent une néoformation de racines et une croissance de celles-ci en longueur, limitées toutes deux par des quantités de substances qu'ils ont en réserve.

De plus l'expérience précédente permet de conclure que, **à la grande lumière, les cotylédons sont capables d'augmenter, par photosynthèse, les possibilités nutritives intéressant la longueur des racines, mais non pas leur nombre (25)**

Chose importante, les feuilles étalées remplacent les cotylédons après leur chute, dans les deux fonctions que nous distinguons: nombre de racines et longueur (26)

tandis que les toutes jeunes feuilles n'ont d'influence que sur l'allongement (voir conclusion 22). A partir du moment du développement de la tige et de l'apparition des feuilles normales, à la lumière intense du jour, l'augmentation du nombre et de la longueur des racines devient progressive et continue.

Ce fait est à rapprocher de notre conclusion (1) à propos de *Cacalia articulata* et de divers résultats de WENT (1932).

Cette action des feuilles résulte nécessairement de phénomènes photosynthétiques à la suite desquels deux groupes de substances au moins sont constitués: substances nutritives, substances spéciales formatrices de racines ou „rhizocaline”.

c) La longueur de l'hypocotyle.

Les plantules et les hypocotyles — qui en sont obtenus par amputation des racines principales — sont de longueurs diverses. Ces longueurs correspondent à une durée variable de germination sur sable, à l'obscurité. Les plantules, débarrassées de la touffe de leurs racines

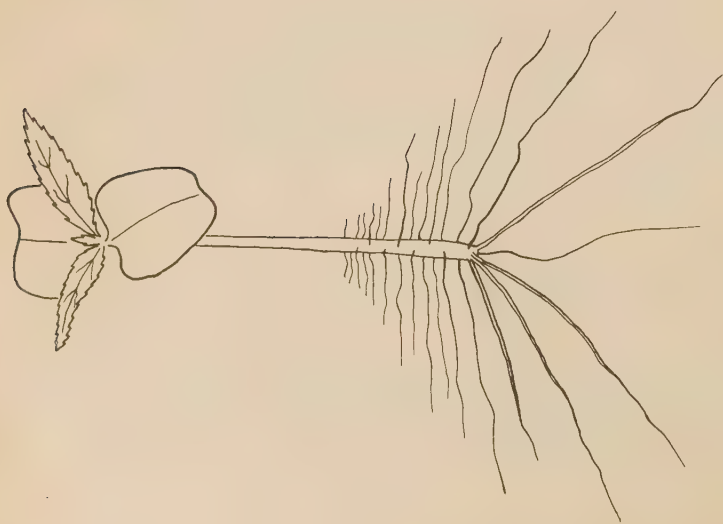


Fig. 11

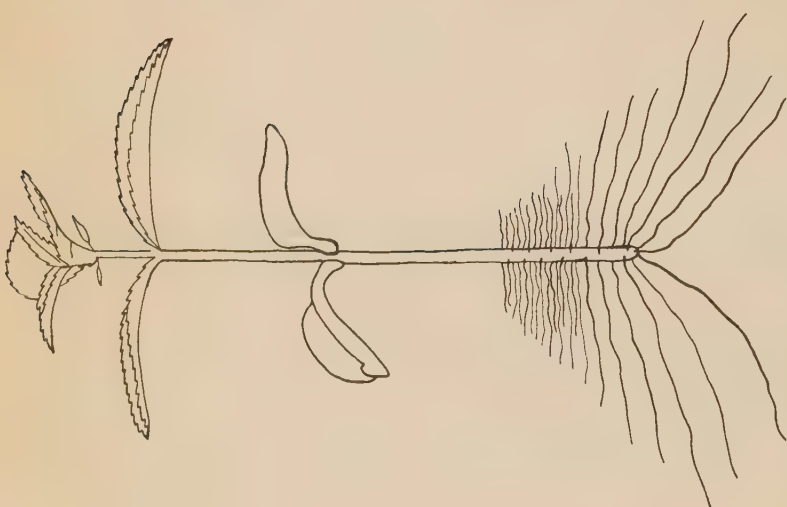


Fig. 12

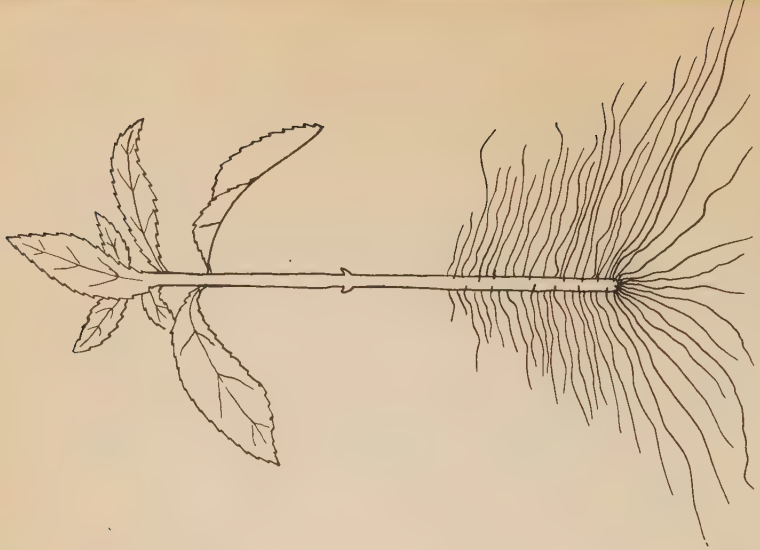


Fig. 13

Diverses plantules de *Impatiens Balsamina* placées en lumière de serre; la touffe des racines principales a été préalablement enlevée. (Dessins schématisés). Fig. 11: cotylédons étalés, fortement agrandis, après 15 jours environ; fig. 12: 4 à 6 feuilles, début de la floraison, cotylédons desséchés, sur le point de tomber, après un peu plus de 40 jours; fig. 13: au bout du même laps de temps, cotylédons tombés.

principales, transportées à la lumière du laboratoire et mises en expérience à des âges différents, portent des cotylédons dont les réserves ont été utilisées à des degrés divers au profit du développement de la plantule entière.

Nous avons choisi des plantules particulièrement vigoureuses (voir état des cotylédons, page 33), prises sur des semis commencés de jours en jours et donnant au moment de notre expérience des hypocotyles dont les longueurs s'étagent de 5 à 100 mm. L'essai a duré 24 jours. Toutes les plantules avaient, au moment de l'amputation, 5 racines principales non ramifiées. Une première expérience est faite à l'obscurité continue (les cotylédons restent jaunes); une seconde, à la lumière diffuse du laboratoire. Les résultats apparaissent au tableau VII.

TABLEAU VII.

INFLUENCE DE LA LONGUEUR DES HYPOCOTYLES SUR LE NOMBRE
ET LA LONGUEUR DES NÉOFORMATIONS RADICULAIRES
COTYLÉDONS VIGOUREUX.

(Type I).

Au Départ		Après 20 jours		Mortalité
Longueur de la plantule		Nombre de racines nouvelles	Longueur atteinte par l'hypocotyle	† mort rapide 1 à 7 jours
Obscurité	20 à 25 mm.	30(20)	—	0 ⁰ / ₀
	60 à 100 mm.	32(Λ)	100 mm.	0 ⁰ / ₀
Lumière diffuse	5 mm.	0 †	5 mm. †	100 ⁰ / ₀
	10 mm.	12(20) †	20 mm. †	100 ⁰ / ₀
	15 mm.	25(30)	50 mm.	0 ⁰ / ₀
	20 mm.	30(20)	50 mm.	0 ⁰ / ₆
	25 mm.	32(23)	50 mm.	0 ⁰ / ₀
	35 mm.	27(15)	50 mm.	0 ⁰ / ₀
	50 mm.	26(25)	50 mm.	0 ⁰ / ₀
	100 mm.	18(15)	100 mm.	0 ⁰ / ₀

A l'obscurité, ces hypocotyles vigoureux (type I) ont donné une trentaine de nouvelles racines soit qu'ils proviennent de plantules courtes (de 20 à 25 mm.) ou de plantules longues (60—100 mm.). Ce nombre est du même ordre de grandeur que celui que manifestent, à la lumière, les plantules à cotylédons vigoureux (type I) ayant la

taille de 50 à 60 mm. que nous avons utilisées au tableaux V et VI. Ici une différence très importante se marque dans la longueur des racines. Les hypocotyles courts ont produit 30 racines de 20 mm. de long; les hypocotyles longs ont produit 32 racines qui sont restées à l'état de sommet méristématique et n'ont, aucune, dépassé 3 mm. de longueur.

A la lumière diffuse, les hypocotyles très courts, 5 mm. et 10 mm., ont été assaillis par les bactéries et sont morts; les hypocotyles de 15 à 35 mm. se sont allongés et à la fin de l'expérience mesurent tous 50—60 mm.: taille qu'ils n'ont pas dépassée. Les hypocotyles de 50 à 100 n'ont pas varié en longueur. Le nombre des racines sur ces hypocotyles de longueur initiale différente est à peu de chose près le même (moyenne 25). La longueur de celles-ci varie entre 15 et 30 mm. La longueur et, par conséquent, l'étiollement des plantules ne paraissent pas ici jouer un rôle appréciable sur le nombre et sur la longueur des racines formées. (Voir Fig. 14.)

Mais si l'on compare les résultats obtenus à l'obscurité et à la lumière, on constate que les longues plantules étiolées bien que vigoureuses, maintenues à l'obscurité, ne portent que des points méristématiques de racines, tandis que celles, exposées à la lumière, ont des racines de longueur moyenne.

Nous sommes porté à conclure que les cotylédons contiennent de quoi provoquer un certain nombre de racines sur les hypocotyles; l'étiollement de la plantule ne diminue en rien la potentialité de néoformation radiculaire. Par contre, les cotylédons sont capables de poursuivre l'allongement des racines de néoformation, à la condition que les plantules ne soient pas étiolées considérablement. Les longues plantules étiolées, mises à la lumière du laboratoire, peuvent, par photosynthèse dans les cotylédons, reconstituer ce qui est nécessaire à la croissance des racines.

Quant à la néoformation, elle doit être provoquée par une autre catégorie d'éléments que ceux reconstituables par photosynthèse dans les cotylédons à la lumière diffuse du laboratoire. Le paragraphe précédent nous a déjà conduit à la conclusion que ces éléments spéciaux se trouvent dans les cotylédons en quantité limitée. Nous ajoutons à présent:

que la rhizocaline n'est pas utilisée dans le processus d'étiollement de l'hypocotyle; elle provoque sur les hypocotyles privés de leurs racines principales l'apparition d'un nombre de racines

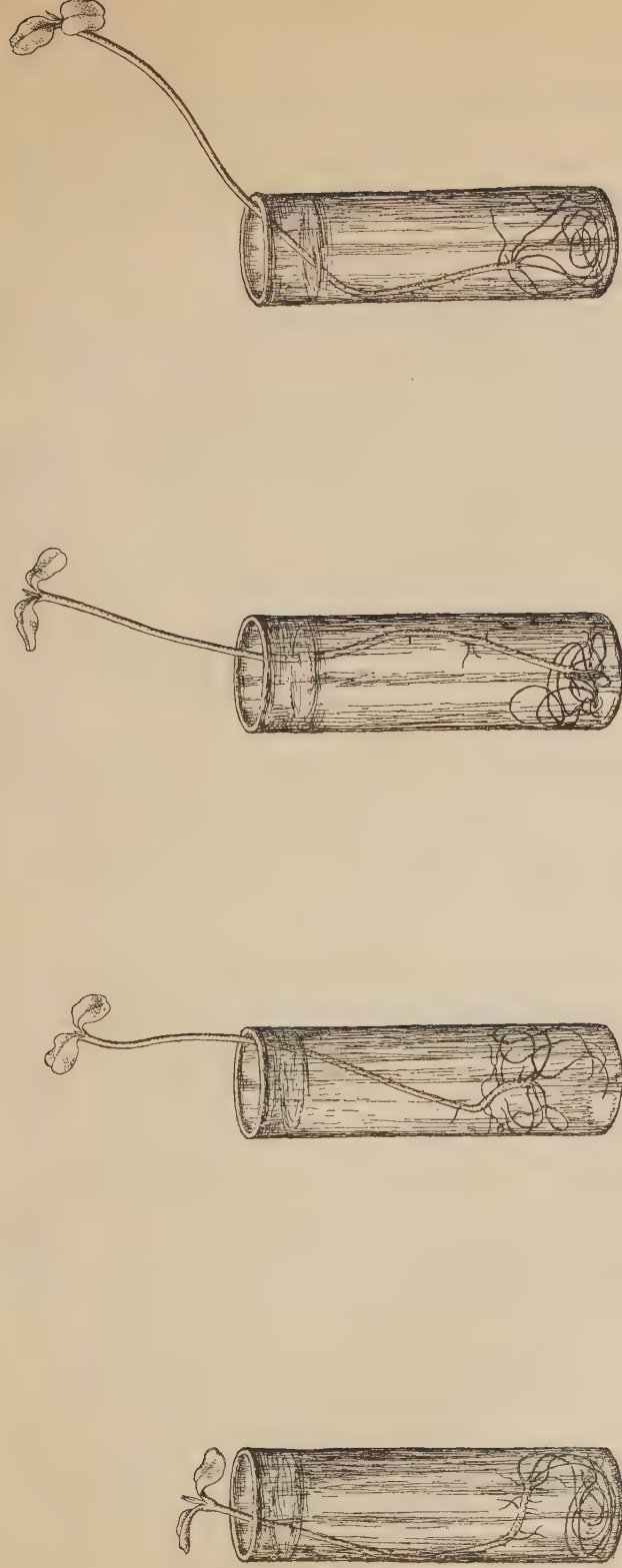


Fig. 14

La longueur des hypocotyles, en d'autres termes, le degré d'étiollement des plantules qui ont été maintenues à l'obscurité, pendant des temps variables ne joue pas de rôle appréciable dans le phénomène de la néoformation des racines, pas plus dans la question du nombre de celles-ci que dans celle de leur longueur.

indépendant de la longueur de l'hypocotyle et de l'âge de la plantule (27)

Nous nous demanderons plus loin (p. 53) ce que cet élément devient, lorsque les racines principales ne sont pas supprimées.

4. RÔLE DES COTYLÉDONS.

D'après les expériences précédentes, nous sommes amené à conclure qu'il existe en quantités limitées dans les cotylédons des complexes de substances qui interviennent, les uns, dans la néoformation des racines, les autres, dans la croissance de celles-ci (conclusions 17 et 24).

Nous avons indiqué déjà, Tableau VI, Expérience 39, que la suppression des cotylédons au moment de la mise en expérience, diminue le nombre des racines en néoformation sur les hypocotyles amputés de leur touffe des racines principales; mais ne supprime pas brusquement le phénomène.

Il reste une certaine quantité de substances cotylédonnaires dans les hypocotyles au moment de la décapitation (Voir aussi conclusion (46)) (28)

Nous avons vu au chapitre Technique (page 12), que pour préparer des hypocotyles ne formant plus normalement de racines, il fallait après la décapitation (enlèvement des cotylédons) laisser la plantule au contact de ses racines principales pendant 4 à 5 jours, puis amputer la touffe des racines principales.

Nous expliquons maintenant ces nécessités de technique par la présence dans l'hypocotyle, au moment de la décapitation, d'une certaine quantité de rhizocaline et de substances nutritives qui circulent progressivement vers la base de l'hypocotyle et les racines. Après un certain nombre de jours, l'hypocotyle isolé ne produit plus de racines, comme si **les complexes cotylédonnaires, générateurs et nutritifs, étaient transloqués vers les racines ou bien devenaient ineffectifs.** (Voir aussi conclusion (39)) (29)

Au bout d'une huitaine de jours après la décapitation, les hypocotyles ne paraissent plus contenir de rhizocaline et ne font plus de racines (30)

Il y a toutefois quelques réserves à faire au sujet de cette conclusion. Nous verrons plus tard qu'il reste de la rhizocaline, mais qu'elle ne réalise pas son activité par suite de l'inanition de l'hypocotyle en glucides.

Au sujet du rôle que nous attribuons aux cotylédons dans la génération raculaire, on pourrait nous objecter qu'il est fort possible que

les néoformations soient liées à une propriété spéciale des tissus de l'hypocotyle, propriété qui s'affaiblirait peu à peu par déficience et nécrose, après la suppression des aliments venant des cotylédons?

Nous savons déjà que la gemmule n'a pas d'influence. (voir conclusion 21).

Nous allons voir maintenant: a) qu'il existe des rapports quantitatifs entre les substances cotylédonnaires qui passent dans l'hypocotyle et la néoformation de racines; b) que les substances cotylédonnaires manifestent des phénomènes de translocation dont la néoformation dépend; c) que la translocation de ces substances se fait dans une direction particulière.

Rapports quantitatifs entre les phénomènes de néoformation et substances cotylédonnaires.

Une série de plantules de même taille (5 cm.), de même vigueur (type 1 du Tableau V), provenant d'un même semis et placées dans des godets à eau ordinaire, est retirée de l'obscurité, amputée de la touffe des racines principales, placée à la lumière diffuse du laboratoire; chaque jour, un lot de ces hypocotyles est décapité sous le nœud des cotylédons. L'expérience a duré 30 jours. Le dernier lot n'est pas décapité et sert de témoin.

Le sort des nouvelles racines est suivi de moments en moments, avant et après la suppression des cotylédons. Les résultats sont donnés au Tableau VIII.

1) Le lot des témoins s'est comporté comme celui du Tableau V à tel point que les courbes de l'apparition des nouvelles racines sont superposables. Au bout d'une vingtaine de jours, il y environ 30 racines. Ce nombre n'augmente pas, même après 30 jours.

2) La décapitation, faite au moment où les plantules sortent de l'obscurité et sont débarrassées de la touffe des racines principales préformées, permet néanmoins l'apparition d'un certain nombre de racines (entre 4 et 8). Ce nombre n'augmente pas et ces racines ne s'allongent pas. (Nous avons déjà fait cette constatation au Tableau VI).

Nous avons conclu (conclusion 28) que ce nombre minime de racines était dû à une petite quantité de substance génératrice déversée déjà dans l'hypocotyle par les cotylédons avant leur suppression.

3) La décapitation faite un jour après la suppression des racines principales permet d'obtenir une moyenne de 7 racines en plus,

TABLEAU VIII.

Décapitations successives de lots d'hypocotyles (5 cm. de haut, type I du Tableau V) amputés de leurs racines principales; tous en même temps, au départ; lumière du laboratoire.

PLANTULES DÉCAPITÉES	Nombre total de racines après (voir diagramme A)		Nombre de racines après 30 jours en rapport avec la durée d'action des cotylédons (Voir diagramme B)	Nombre de racines par jour de contact (Voir diagramme C)
	18 jours	30 jours		
Au départ	4(15)	4(15)	0	0
Après 1 jour . . .	10(20)	11(20)	$11-4 = 7$	7
Après 2 jours . . .	15.4(20)	16(20)	$16-4 = 12$	$16-11 = 5$
Après 4 jours . . .	21(30)	21(30)	$21-4 = 17$	$21-16 = 5/2 = 2.5$
Après 6 jours . . .	24(30)	25(30)	$25-4 = 21$	$25-21 = 4/2 = 2$
Après 10 jours . .	27(20)	27(20)	$27-4 = 23$	$27-25 = 2/4 = 0.5$
Non décapitées . .	30(25)	30(30)	$30-4 = 26$	$30-27 = 3/8 = 0.37$

indiquant qu'il peut en 24 heures passer une quantité nouvelle de substances.

4) Chaque jour supplémentaire pendant lequel les cotylédons sont laissés en contact avec l'hypocotyle dépourvu de racines principales, ajoute un nouveau lot de racines en néoformation.

Cette augmentation du nombre de néoformations, fonction de la durée de contact entre les hypocotyles et leurs cotylédons, n'est pas continue. Considérable au début, elle va s'atténuant (2.5, 2, 0.5, 0.37) jusqu'au 18^{ème} jour environ. Après ce laps de temps, la présence des cotylédons ne modifie en rien le nombre des racines atteint; bien que, nous l'avons vu (p. 35) les cotylédons aient verdi, soient en très bonne santé et soient capables, mis en pleine lumière (page 39) de fabriquer les substances nécessaires à l'accroissement des racines (voir diagr. C).

Cette diminution d'effectivité du contact entre hypocotyles et cotylédons qui, au début, donne par jour 7 racines, qui en donne de moins en moins, de jour en jour et n'en donne plus à partir du 18^{ème}, est à mettre en rapport avec la courbe du nombre des nouvelles racines lorsque les cotylédons ne sont pas enlevés (diagr. A et B).

L'expérience du tableau VIII montre que l'apparition des racines

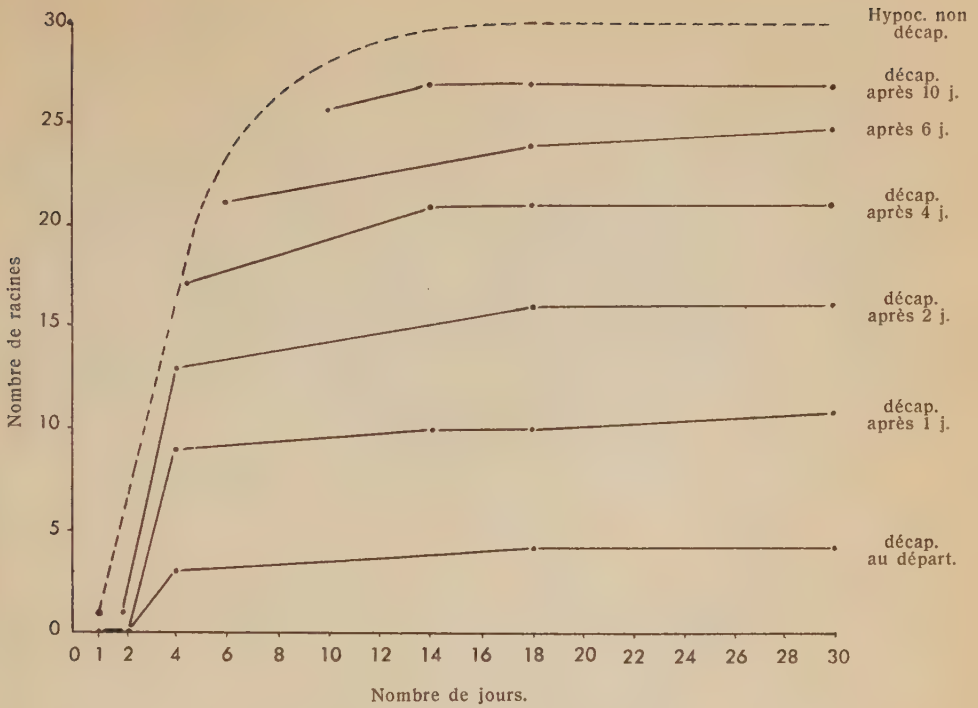
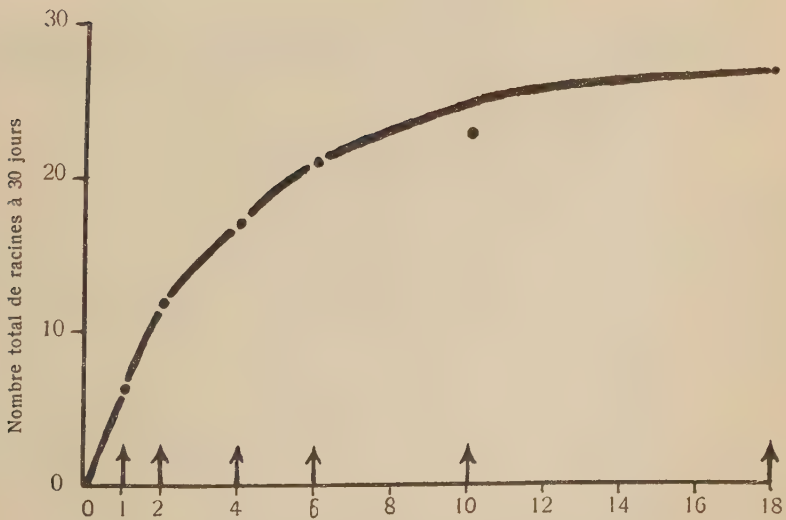


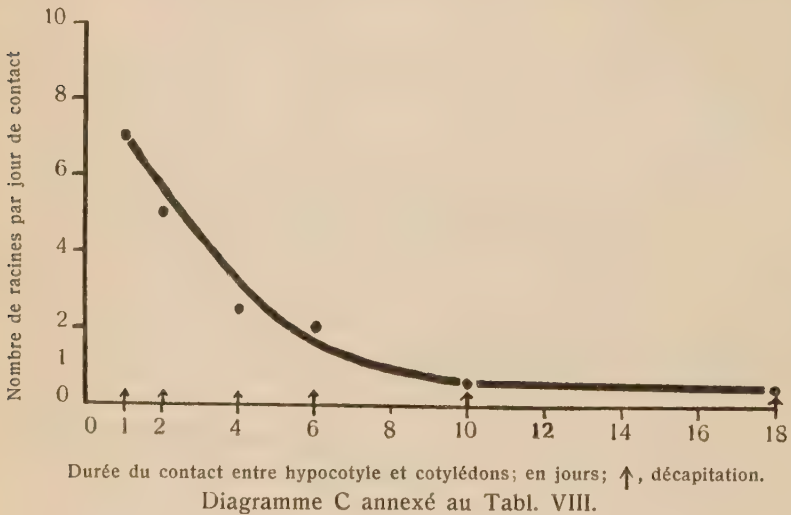
Diagramme A annexé au Tabl. VIII.

Durée du contact entre hypocotyle et cotylédons, en jours.
Diagramme B annexé au Tabl. VIII.

suit un rythme qui pourrait être celui de l'épuisement progressif des cotylédons.

Les diagrammes B et C du Tableau VIII indiquent de deux manières différentes la vitesse de l'épuisement des cotylédons en substances génératrices. La décharge de substances génératrices vers l'hypocotyle, considérable dans les premiers jours, subit un ralentissement, puis, vers le 18^{ème} jour, atteint un plafond. A ce moment les cotylédons sont vides de toute potentialité de néoformations radiculaires. Nous avons vu qu'ils passent la main aux feuilles adultes.

Nous n'avons d'informations qu'à partir du moment où nous amputons les racines principales vers le 8^{ème} jour de germination à l'obscurité: nous ne savons pas à quelle vitesse se fait la translocation pendant ces 8 premiers jours; nous savons seulement (exp. 39, p. 36)



que l'hypocotyle contient une quantité de rhizocaline suffisante pour faire apparaître 4 à 8 racines nouvelles. L'enlèvement des cotylédons n'a pas le même effet sur la néoformation, lorsqu'il est pratiqué au début ou à la fin de l'expérience. A partir du 15^{ème} jour environ, il reste sans conséquence. Cependant on peut dire que, jusqu'à ce moment, la décapitation entraîne une diminution du nombre total des racines.

Le Tableau VIII montre, en outre, **que dans la série des décapitations des lots successifs, dès qu'on enlève les cotylédons, le nombre des racines augmente encore légèrement (31)** Cependant, ce nombre grand, après décapitation faite au début de la

série (7), diminue progressivement: dans les lots décapités, à la fin, il est seulement de (1).

Quand on supprime les cotylédons de jour en jour, après que les racines principales ont été enlevées, on constate donc que:

le nombre des racines sur l'hypocotyle est une fonction de la durée pendant laquelle les cotylédons restent attachés à l'hypocotyle . (32)

ce nombre de racines correspond à l'épuisement d'une quantité limitée d'une substance particulière venant des cotylédons. Nous avons déjà vu que cette substance n'est pas une substance nutritive . (33)

son action n'est pas uniforme, ou bien, ce qui est plus logique, elle est transportée hors des cotylédons à une vitesse décroissante . (34)

5. TRANSLOCATION DE RHIZOCALINE LE LONG DE L'AXE HYPOCOTYLAIRE.

Quand on décapite un hypocotyle en même temps que l'on ampute ses racines, on emprisonne sur sa longueur une certaine quantité de substances (voir conclusion 28). Celle-ci provoque la formation de racines à la coupure inférieure, au bout de peu de jours. Nous pouvons penser qu'il y a translocation jusqu'au niveau de la blessure et que, ou bien les substances sont utilisées, ou bien elles passent en partie dans le milieu.

S'il en est véritablement ainsi, on doit pouvoir au moment de la décapitation isoler dans les portions supérieures de l'hypocotyle une certaine quantité de rhizocaline et provoquer l'apparition de néoformations à des endroits où normalement, sur un hypocotyle laissé libre et entier, il ne s'en formerait pas. Et selon le temps écoulé entre la décapitation et l'arrêt de la circulation dans l'hypocotyle, la rhizocaline sera localisée à des étages différents sur la longueur de ce dernier.

Des hypocotyles, séparés de leurs extrémités et ayant 10 cm. de long, sont découpés en 2 ou 3 parties égales et placés normalement dans des godets.

Se forme-t-il des racines à la base de chaque morceau et dans quelle proportion?

La réponse est figurée au tableau IX.

Nous voyons que si, au moment où on enlève les racines principales et les cotylédons, on fragmente l'hypocotyle, les fragments d'hypocotyle supérieurs et inférieurs ne forment pas un nombre égal de

nouvelles racines: il y a plus de racines formées à la coupure des parties de l'hypocotyle qui touchent aux cotylédons qu'à l'endroit correspondant des fragments de base de l'hypocotyle. Ceci implique qu'il y a plus de substances cotylédonnaires dans la partie supérieure que dans la partie inférieure d'un hypocotyle, au moment de la mise en expérience (35)

Parmi ces diverses substances, il en est qui sont nécessaires à la vie; sans elles le pourcentage de mortalité augmente nettement (voir Tableau IX mortalité).

De cette expérience, nous pouvons conclure aussi: il y a translocation le long de l'axe hypocotylaïre (36)

TABLEAU IX.

NÉOFORMATIONS RADICULAIRES SUR LES FRAGMENTS D'HYPOCOTYLE.

		N° des lots de plantules	Nombre de racines après 10 jours	Moyenne sur 20 indiv.	Mortalité
Hypocotyle divisé en 3 parties	1 ^{er} morceau	43/1	4(∧)	4.5(5)	0
	part. supér.	53/2	5(6)		
	2 ^{ème} morceau	43/1	2.5(p)	3.5(∧)	50%
		53/2	5(∧)		
	3 ^{ème} morceau	43/1	0	3(∧) Total: 11	100%
	part. infér.	53/2	7(∧)		
Hypocotyle divisé en 2 parties	1 ^{er} morceau	43/2	8(5)	6.5(5)	30%
	part. supér.	53/5	5(3)		
	2 ^{ème} morceau	43/2	2.5(p)	1.7(∧) Total: 8,2	75%
	part. infér.	53/5	1(3)		

Car, si, au moment de la mise en expérience, la partie supérieure de l'hypocotyle contient plus de substances cotylédonnaires que la partie inférieure, après quelques jours, quand l'hypocotyle reste entier, l'inverse se produit.

Dans les hypocotyles laissés entiers, nous n'observons de racines qu'à la partie inférieure, et nous concluons au transport basipète des

substances radicigènes. On pourrait nous objecter que la coupure intervient biologiquement par une activation du métabolisme à son niveau : Remarquons d'abord que le nombre moyen total des racines apparues sur un hypocotyle fragmenté 11, 8, n'excède pas, en dehors des variations individuelles, le chiffre moyen que nous avons obtenu 7, 8, 9, à la base des centaines d'exemplaires témoins non fragmentés, traités dans les mêmes conditions.

De plus, il n'est pas nécessaire, pour interrompre ou simplement ralentir la circulation des produits cotylédonnaires de couper l'hypocotyle en fragments, nous avons obtenu des néoformations radiculaires à des niveaux où il n'y a pas de coupures. Il suffit d'arrêter le courant à un endroit quelconque d'hypocotyles munis de leurs cotylédons,



Fig. 15



Fig. 16

soit par une ligature un peu serrée faite avec du fil de soie (voir Fig. 15), soit en tuant un anneau de tissus hypocotylaires par un jet de vapeur d'eau pendant quelques secondes (voir Fig. 16), soit encore accidentellement dans le cas où certains exemplaires ont été attaqués par des bactéries au niveau de la surface de l'eau de culture dans les godets (voir Fig. 17).

L'expérience 32 représentée Fig 16, montre que l'hypocotyle 32/22, mis en expérience normale le 24 juillet, a, le 25 juillet au soir 11 nouvelles racines. On tue un anneau de tissus par la vapeur ; le 14 août, les racines de la base sont restées au nombre de 11 ; elles se sont

un peu allongées; mais, au-dessus de la zone échaudée, 4 nouvelles racines sont apparues.

Ici, on objectera, selon la théorie de HABERLANDT, que la blessure à ce niveau est responsable de l'apparition des nouvelles racines. Le même résultat est obtenu dans le cas d'une ligature de l'hypocotyle; au moyen d'un fil de soie, 9 racines existant à la base restent inchangées, il en apparaît 3 au dessus de la ligature. Bien mieux, le même phénomène se produit par simple ralentissement de la circulation de la sève descendante lorsque l'hypocotyle est fortuitement ou expérimentalement courbé, comme l'indique la Fig. 18. Les racines se forment dans la partie inférieure de la courbe, au niveau de la remontée. La



Fig. 17

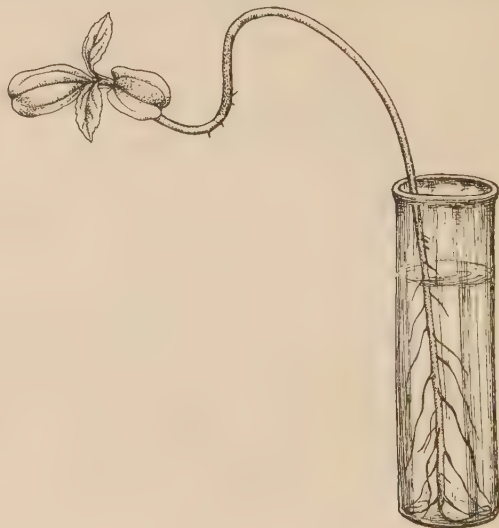


Fig. 18

théorie de HABERLANDT sur l'action des hormones de blessures ne peut interpréter ce phénomène. Un hypocotyle droit et non blessé n'a jamais de racines près des cotylédons. Nous sommes donc en droit de croire à une translocation réelle le long de l'hypocotyle des substances cotylédonnaires nécessaires à la génération raculaire. Quelle est la vitesse de cette translocation? Nous avons expliqué longuement dans la technique que, pour obtenir des hypocotyles qui, après suppression des racines principales ne fassent plus de nouvelles racines, il fallait: décapiter les plantules de leurs gemmule et cotylédons, les laisser sur sable, munies de leurs racines pendant 4 à 5 jours, puis amputer la touffe de racines principales. Si nous considérons que les hypocotyles

tyles ont 5 cm. de longueur, cela fait une vitesse d'environ 1 cm. par jour. Ce raisonnement peut être vrai à la condition qu'il n'y ait pas destruction des substances, et que nous fassions la supposition „grosso modo" d'une vitesse ne variant pas avec l'épuisement progressif des hypocotyles et des cotylédons.

Des expériences précédentes, nous concluons donc que:

- 1) Il y a translocation basipète le long de l'hypocotyle, des substances cotylédonnaires génératrices de racines (37)
- 2) L'arrêt de cette translocation à un niveau quelconque de l'hypocotyle cause des néoformations radiculaires au-dessus de l'endroit où l'arrêt est provoqué par coupure ou par ligature, par courbure de l'axe hypocotyle (38)
- 3) 4-5 jours après l'amputation des cotylédons, la translocation le long de l'hypocotyle est complète (Voir conclusion (29)) . . . (39)

Que deviennent ces substances radicigènes à l'état normal, c'est-à-dire sur plantules non amputées de leurs racines principales? Elles ne semblent manifester leur activité que lorsqu'on ampute les racines principales. En effet, les 5 ou 7 racines préformées à la base de l'embryon n'augmentent pas en nombre, ne se ramifient pas au cours de la germination, comme nous l'avons montré au Tableau III. Ce n'est que lorsqu'il y a arrêt de circulation, par vieillissement ou blessure, que nous observons des ramifications de ces racines et plus tard, c'est en coïncidence avec les fonctions photosynthétiques des feuilles que de nouvelles racines apparaissent sur la base des hypocotyles entiers. Ces substances, qui, nous l'avons démontré, viennent s'accumuler à la base de l'hypocotyle, passent-elles normalement dans les racines principales et dans l'affirmative, pour quelles raisons semblent-elles y rester inactives quant aux néoformations tant qu'il n'y a pas de blessures? S'altèrent-elles ou bien restent-elles en réserve?

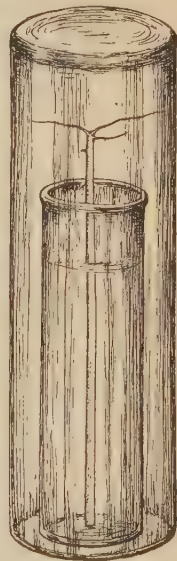


Fig. 19

6. SENS DE LA TRANSLOCATION.

Nous avons, (concl. 37), parlé de translocation basipète des substances radicigènes le long de l'hypocotyle.

Le sens de cette translocation est-il réglé par la pesanteur (théorie et loi des masses de LOEB) ou bien manifeste-t-il une polarité nette?

Des hypocotyles privés des racines principales au moment où on les décapite sont retournés, base organique dans l'air humide, sommet plongeant dans l'eau.

Les racines apparaissent à la base organique, hors de l'eau et non pas au sommet bien que celui-ci soit dans l'eau (voir Tableau X et Fig. 19). Le nombre de racines est cependant inférieur à la normale ce qui ne nous étonne pas: la circulation des substances qui nous intéressent est évidemment retardée, nous avons d'ailleurs déjà vu qu'une simple courbure de l'hypocotyle provoquait un ralentissement de circulation (Fig. 18).

La quantité des substances cotylédonnaires radicigènes emprisonnées dans l'hypocotyle au moment de la suppression des cotylédons et des racines principales, ne circule pas, entraînée par la pesanteur, en sens inverse du courant habituel allant des cotylédons aux racines; en d'autres termes, la circulation manifeste une polarité nette . . (40)

TABLEAU X.

		Nombre de racines en néoformation après 10 jours					
	N°. des lots	26/1	26/2	26/3	26/4	26/5	Moyenne
Hypocotyles retournés	sommet de l'hypocotyle mis à l'eau	0	0	0	0	0	0
	base de l'hypocotyle mise en l'air	2(p)	3(p)	4(Λ)	2(Λ)	5(Λ)	3,3(Λ)
Hypocotyles non retournés	sommet de l'hypocotyle	0	0	0	0	0	0
	base de l'hypocotyle dans l'eau	7(p)	5(Λ)	12(p)	8(5)	6(Λ)	8(Λ)

RÉSUMÉ DES OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR *IMPATIENS BALSAMINA*.

Les observations préliminaires réalisées sur les plantules de *Impatiens Balsamina* manifestent la dépendance des néoformations radiculaires

vis-à-vis des substances diverses qui se trouvent dans les cotylédons et diffusent vers la base de celui-ci.

Parmi ces substances, deux éléments doivent être distingués : 1) un élément nutritif provoquant l'allongement et maintenant la vitalité des racines existantes, qu'elles soient de néoformation, ou qu'elles soient préformées; 2) un élément spécial (rhizocaline) provoquant la néoformation elle-même sur la base de l'hypocotyle ou sur les racines principales lorsque celles-ci sont blessées ou vieilles.

Ce deuxième élément qui, comme le premier, est distribué au cours de la germination, ne peut se déplacer qu'en sens unique, depuis le haut de l'hypocotyle vers le bas. Il est vraisemblablement responsable de la formation des 5—7 germes de racines principales apparaissant à la base de l'hypocotyle au moment de la constitution de l'embryon; il cesse d'être effectif pendant un certain temps; puis il manifeste spontanément son action : *a*) sous forme de nombreuses racines latérales, ramifications des racines principales, lorsque celles-ci vieillissent, ou *b*) de néoformations sur la base de l'hypocotyle; il peut rentrer en action immédiatement dès qu'il y a lésion ou suppression des racines principales, ou arrêt dans la translocation à un endroit quelconque.

Les substances nutritives et les éléments néoformateurs de racines sont donc mis en réserve dans les graines (41)

WENT a pu également démontrer que la rhizocaline est emmagasinée en diverses quantités dans les bourgeons (WENT 1932).

L'une et l'autre catégorie d'éléments sont en quantité limitée au départ de la germination. Cette limite est surtout nette pour la rhizocaline, car elle marque un nombre défini de racines qui dépend de la grosseur des cotylédons.

La lumière et l'obscurité ne modifient pas le nombre des néoformations et n'agissent pas sur les éléments générateurs des racines jusqu'au moment où, par suite d'un développement avancé de la tige, les feuilles adultes interviennent.

La lumière, d'une part, règle la longueur des racines, car elle accroît les éléments nutritifs par son action photosynthétique dans les cotylédons et les feuilles; l'obscurité, d'autre part, amène l'épuisement de ces substances, en révèle la quantité limite et empêche l'accroissement des racines.

Nous adopterons dorénavant pour désigner les substances néoformatrices le nom collectif de *rhizocaline* (voir p. 28).

VI. RECHERCHES SUR LA RHIZOCALINE DES COTYLÉDONS DE *IMPATIENS BALSAMINA*.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Impatiens Balsamina nous a fourni un certain nombre d'arguments en faveur de l'existence d'un groupe de substances spéciales du type rhizocaline, dont l'action est indépendante de celle des glucides.

Il faut à présent tenter d'extraire ces substances et de contrôler l'activité des extraits sur des hypocotyles bien portants et préparés de telle sorte qu'ils soient devenus incapables de néoformations radiculaires.

Il s'agit aussi de chercher à savoir si l'on ne peut remplacer cette action par l'influence d'autres substances.

Ce n'est évidemment pas la première fois que le physiologiste rencontre des cas où l'action de substances stimulatrices peut être mise en évidence. Cependant, notre problème est limité à la question de l'apparition d'un membre végétal bien déterminé : racine avec type de structure et dynamisme de croissance définis. Nous nous désintéresserons donc des cas où l'activation expérimentale des cellules donne lieu à des proliférations sans néoformations d'organes. Certains auteurs, en effet, ont obtenu de semblables résultats en étendant, par exemple, sur des feuilles des solutions diluées de carbonate de cuivre ammoniacal, chlorure de cuivre, acétate de cuivre (VON SCHRENK, 1905, 154, TAYLOR 1919, 137), ou bien, en injectant diverses substances, solutions de cuivre, vaseline, etc., des cultures de *Bacterium tumefaciens* ou encore par simple action du froid.

Mais, nous nous arrêterons à certaine publication de HARVEY (1920, 68) qui met en jeu l'hypothèse de substances stimulatrices de la nature du Catéchol capables en se localisant de provoquer une augmentation du métabolisme et des divisions cellulaires et à celle de B. WEHNELT (1927, 161) qui révèle l'activité des extraits de jeunes feuilles de *Phaseolus* dans le réveil des mitoses (face interne du péricarpe de la même plante), activité proportionnelle à la quantité de substances stimulantes, résistant à l'ultrafiltration du jus, à la chaleur et capable de déclencher des divisions cellulaires à la surface de la feuille de *Echeveria*.

Les travaux de F. WENT en 1928 nous ont également engagé à poursuivre dans la voie de la recherche des substances stimulatrices depuis que les caractéristiques de la substance de croissance (auxine) ont été mises en évidence et sont progressivement définies.

Nous avons eu, de plus, l'intention de vérifier si la rhizocaline ne se trouve pas apparentée aux substances actives par leur groupe sulfhydryle (SH.). Les travaux de F. S. HAMMET (1928—1932, 63, 64, 65) ont révélé la présence de ce groupe SH. dans les régions en voie de multiplication cellulaire et de croissance.

Nous n'avons pu faire venir d'Europe en temps voulu les produits nécessaires à ce genre d'expériences, malgré l'extrême obligeance de M. le Dr. KOOLHAAS, Chef du Service de Phytochimie du Jardin Botanique de Buitenzorg. Qu'il trouve ici l'expression de nos plus chaleureux remerciements.

Cependant, même si nous avons confirmé les résultats de HAMMET sur l'influence du groupe SH. dans la reprise et la multiplication des mitoses, nous n'aurions pas encore résolu le point important de notre problème qui est de savoir par quel genre de substances cotylédonnaires et foliaires ces mitoses s'organisent et aboutissent à la constitution de nouvelles racines.

Les hypocotyles, expérimentalement débarrassés des cotylédons et des racines principales préformées, sont placés dans des godets (8 cc. d'eau de la distribution). Ils ne produisent pas de néoformations radiculaires lorsqu'ils sont décapités 5 à 6 jours avant que les racines soient enlevées (voir technique, Tableau I).

Ils restent bien portants un certain nombre de jours (de 3 à 10), puis meurent inévitablement par épuisement de réserves; en général, ils ne verdissent pas.

Il s'agit de remplacer l'influence des cotylédons, c'est-à-dire, 1) maintenir les hypocotyles en vie; 2) produire des néoformation de racines en nombre déterminé; 3) donner à ces nouvelles racines la possibilité de s'allonger.

Dans ce but, nous avons recherché l'action sur les hypocotyles, de produits: carbohydrates, protides, ferments plus ou moins dilués dans l'eau ou incorporés dans de la gélose (voir technique). Nous nous sommes demandé à chaque occasion, si la néoformation est réellement due à des substances rhizocalines spéciales comme l'a supposé WENT en 1930; ou bien si, l'action de la loi de masse établie par LOEB au sujet des substances simplement nutritives n'est pas responsable du phénomène.

A la suite d'expériences sur le métabolisme et les oxydations cellulaires réalisées dans notre laboratoire à Liège, nous avons été amené à étudier les effets d'un métabolisme accru, soit par ferments, soit par augmentation de la tension en Oxygène sur l'axe hypocotylé de Balsamine.

1. L'extrait de tissus cotylédonnaires remplace-t-il l'action des cotylédons?

Le jus est obtenu, d'une part, par broyage rapide d'un grand nombre de cotylédons provenant de plantules cultivées sur sable à l'obscurité et âgées d'une dizaine de jours; d'autre part, par concassage et macération de graines. Il est mis en solution ou bien incorporé à de la gélose à 3^o/_o. Les concentrations de ces extraits complets varient. Les résultats sont indiqués au Tableau XI.

TABLEAU XI.

ACTION DES EXTRAITS COMPLETS DE COTYLÉDONS ET DE GRAINES

Extraits initiaux: 1 gramme de cotylédons ou de graines pour 10 cc. d'eau ordinaire

		Solution totale	1/2 con- centra- tion	concentrations: gouttes dans 8 cc. d'eau ordinaire.					
				1	2	3	4	5	6 à 40
Eau	{	Nombre de racines							
		après 5 jours	0						
		après 15 jours	0						
<i>Extrait cotylédonnaire total</i>									
Liqueur	{	nombre de racines ap-							
		non parues après 5 jours		0	0	0.3	0.3	0	0
bouillie		Mortalité		100 ^o / _o	50 ^o / _o	30 ^o / _o	30 ^o / _o	100 ^o / _o	100 ^o / _o
Liqueur	{	nombre de racines ap-							
		parues après 5 jours	3	3(10)	0.6	0.6	0	0.3	0
bouillie		après 15 jours		3,5(12)		8			
		Mortalité	60 ^o / _o	50 ^o / _o	65 ^o / _o	30 ^o / _o	30 ^o / _o	100 ^o / _o	60 ^o / _o
<i>Graines concassées</i>									
Liqueur	{	nombre de racines ap-							
		parues après 5 jours		5(10)		3,5(10)			
bouillie		après 15 jours		5(10)		3,5(10)			
		Mortalité		50 ^o / _o		50 ^o / _o			

Les liqueurs non bouillies des extraits cotylédonnaires aux diverses concentrations ne donnent point de résultats fort décisifs. Il y a cependant des néoformations sur les hypocotyles; mais la base de ceux-ci, au contact des solutions, s'altère rapidement par des actions fermentaires.

Les liqueurs bouillies d'extraits de cotylédons et de graines, de même que la macération des cotylédons n'ont pas une action beaucoup plus effective. La proportion de mortalité, bien que diminuée par rapport aux extraits non bouillis, reste considérable.

Les extraits complets de cotylédons et de graines, même bouillis, contiennent des éléments toxiques qui masquent une tendance à provoquer une néoformation radiculaire (42)

Il faudra se débarrasser de ces éléments avant de pouvoir déterminer si, oui ou non, les extraits sont actifs au point de vue de la néoformation des racines ¹⁾.

Car les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* constituent un matériel sain, mais fragile. Ils résistent beaucoup moins à des actions toxiques que les boutures de *Acalypha* (voir WENT, 1929, 164) — parce qu'ils sont à l'état jeune — ne comportent, en somme, qu'un petit nombre de cellules vite endommagées et particulièrement vulnérables, dans les conditions où nous les traitons, par suite de leur état d'inanition.

Ne serait-il pas possible de remplacer ces extraits cotylédonnaires par des extraits analogues que l'on traiterait de manière à pouvoir séparer, en dehors de l'inconvénient de toxicité, l'action radicigène de celle des substances nutritives?

Les carbohydrates seuls, à l'état chimiquement pur, sont-ils capables de provoquer des racines? Certains extraits végétaux du type des vitamines ou bien certains produits libérés au cours de la germination des grains d'orge, par exemple, ont-ils également ce pouvoir?

2. Les extraits cotylédonnaires contiennent-ils des vitamines capables de provoquer des néoformations radiculaires?

Supposant à priori que les extraits cotylédonnaires contiennent des vitamines (Vitamine B), nous avons traité des extraits complets et bouillis de cotylédons et de graines selon la technique ordinaire d'extraction des vitamines B (MATHEWS, 1925, 98),

L'extrait aqueux est acidifié par H_2SO_4 et traité par la terre à foulon. Ce que la terre n'a pas retenu sera désigné par le mot filtrat. Les produits retenus par la terre à foulon sont repris, partie par la baryte: extrait 1, partie par l'eau distillée: extrait 2; de plus, la terre à foulon elle-même a été remise en macération.

Les lots sont constitués d'hypocotyles qui, mis en expérience un peu trop tôt, ont manifesté sur les témoins dans l'eau un petit nombre de racines (3₍₅₎). Ce chiffre doit être déduit des résultats exprimés au tableau XII.

1) Nous nous proposons de reprendre bientôt ces expériences.

TABLEAU XII.

ACTION DES DIVERS CONSTITUANTS DES EXTRAITS DE COTYLÉDONS ET DE GRAINES
(SÉPARÉS PAR LA TERRE À FOULON).

Concentration : 1 gr. de matière vivante dans 10 gr. d'eau distillée ; 5 gouttes de chaque solution dans 8 cc. d'eau ordinaire ou de gélose à 3%. Le nombre des racines s'établit pour chaque cas sur une moyenne de 40 individus.

EXTRAITS DE COTYLEDONS (liqueur bouillie)				EXTRAITS DE GRAINES (liqueur bouillie)								
N ^o . des lots	p H.	Nombre de racines après 8—10 jours, sur hypocotyles:		N ^o . des lots	p H.	Nombre de racines après 8—10 jours, sur hypocotyles:						
		avec cotylédons	sans cotylédons			avec cotylédons	sans cotylédons					
			Morta- lité			Morta- lité	Morta- lité					
Témoins dans l'eau		7	26(20)	0	3(5)	0	26(20)	0	3(8)	0		
Filtrat	40, 41, 42, 42bis 44	6.6 8.4⁽¹⁾	25(50) 22(25)	0 0	3(10) 2(7)	100 ⁰ / ₀ 40 ⁰ / ₀	40, 41, 42, 42bis 44	5 7.8	20(20) 20(20)	0 0	1.8(10) 2(15)	100 ⁰ / ₀ 50 ⁰ / ₀
Extrait I	40, 41, 42, 42bis 44	6.5 8.4	21(15) 24(15)	0 0	2(5) 2(6)	75 ⁰ / ₀ 75 ⁰ / ₀	40, 41, 42, 42bis 44	7.4 7.4	24(15) 22(10)	0 0	1.8(5) 2(5)	80 ⁰ / ₀ 50 ⁰ / ₀
	— —	— —	— —	— —	1.8(4) — (3 gouttes)	75 ⁰ / ₀ — —	— 50	— —	— —	— —	2.5(15) 4(Λ) (3 gouttes)	40 ⁰ / ₀ 80 ⁰ / ₀
Extrait II	40, 41, 42 42bis, 44	8.4 8.4	24(15) 21(15)	0 0	3.5(5) 3.5(5)	100 ⁰ / ₀ 50 ⁰ / ₀	40, 41, 42 42bis, 44	9 7.6	26(20) 18(15)	0 0	0 2.5(Λ)	100 ⁰ / ₀ 80 ⁰ / ₀
	—	—	—	—	—	—	50	—	—	—	4(Λ)	50 ⁰ / ₀

Nous n'avons pas obtenu de néoformation typique, soit avec le filtrat des extraits de cotylédons ou de graines, soit, avec les portions I et II des extraits par la terre à foulon. Au contraire, les racines furent généralement moins nombreuses que chez les témoins, aussi bien dans le cas des hypocotyles privés de cotylédons que dans le cas des hypocotyles munis de leurs cotylédons. Cependant, dans le filtrat, les racines ont une longueur plus grande que chez les témoins; ceci indique l'influence des substances nutritives que la terre à foulon n'a pas retenues.

La mortalité est rapide et générale chez les hypocotyles seuls, tandis que chez ceux qui ont gardé leurs cotylédons, elle est nulle.

Les diverses liqueurs ont initialement un p H. alcalin qui est souligné. Nous l'avons modifié expérimentalement pour quelques-unes sans obtenir l'indication que le p H. joue ici un rôle important.

En résumé, les hypocotyles privés de cotylédons ne semblent pas capables de résister aux diverses liqueurs; leurs tissus, au contact de celles-ci, deviennent transparents comme s'il y avait une action lysante (cependant, les liqueurs ont été bouillies); tandis que les hypocotyles munis des cotylédons y résistent relativement bien. Il est utile d'ajouter que des essais de toxicité, réalisés sur les feuilles de *Bryophyllum calycinum* ont été positifs.

Au point de vue de la néoformation de racines, **les diverses portions des extraits de cotylédons et de graines, séparées par la terre à foulon, ne donnent rien de précis, quel que soit le p.H. des liqueurs, tandis que les extraits totaux non traités par la méthode de Lloyd, révèlent la possibilité de néoformation radiculaire arrêtée par des éléments toxiques (43)**

3. Quelle est l'action des éléments nutritifs: glucose et saccharose?

Un grand nombre de plantules de vigueur moyenne ont été préparées à cet effet (Type II du tableau V).

Le 19 Septembre, elles ont été décapitées sur leur culture sur sable; 3 jours après, elles sont privées de la touffe des racines principales et mises en expérience dans des godets contenant une solution de glucose pur à $1\frac{1}{2}$ ou 3‰ et de saccharose aux mêmes concentrations. La longueur des hypocotyles est de 5 à 6 cm. Chaque expérience comporte 20 hypocotyles au moins.

Les solutions de sucres sont laissées en contact avec les hypocotyles.

tyles pendant des temps variables. Les solutions sont renouvelées toutes les 24 heures, pour éviter la pullulation bactérienne, jusqu'au moment, différent selon le cas, où le carbohydrate est remplacé par de l'eau ordinaire. L'expérience est terminée au bout de 10—13 jours (voir tableau XIII).

TABLEAU XIII.

ACTION DU GLUCOSE EN SOLUTION AQUEUSE A $1\frac{1}{2}\%$
APPLIQUÉ PENDANT DES TEMPS DIVERS SUR HYPOCOTYLES
INCAPABLES DE PRODUIRE DE NOUVELLES RACINES.

	Solution de Glucose à $1\frac{1}{2}\%$ appliquée pendant	Départ	Nombre de racines apparues sur les hypocotyles après la mise en expérience de jours en jours								Erreur probable	Mortalité après 10 jours
			1 jour	2 jours	3 jours	4 jours	6 jours	8 jours	10 jours	13 jours		
Hypocotyles sans cotylédons	0 heure, Témoins	0	0 e a u	0.15(p)	0.4(Λ)	0.55(Λ)	0.65(Λ)	0.7(Λ)	1.0 (Λ)	—	—	80%
	6 heures	0	glucose 0 e a u	0.5(p)	1.15(Λ)	2.8(5)	3.3(7)	3.5(8)	3.5(8)	—	—	25%
	24 heures	0	0 glucose	0.6(p)	2.15(Λ)	3.75(5)	4.9(5)	5.1(10)	5.1(10)	—	—	25%
	48 heures	0	0 glucose	0.45(p)	2.5(Λ)	4.7(5)	6.2(8)	6.4(8)	6.45(10)	—	—	0%
	120 heures	0	0 glucose	0.75(p)	2.25(Λ)	3.9(5)	5.6(10)	6.0(15)	6.0(20)	—	—	0%
	332 heures	0	0 glucose	0.2 p	2.45(Λ)	4.35(Λ)	5.85(7)	7.0(15)	7.25(25)	7.35(25)	+ 0.7	0%
	solution de saccharose à $1\frac{1}{2}\%$ pendant 332 heures	0	0.5(7)	—	4(10)	—	—	—	—	7(15)	—	0%
Hypocotyles avec cotylédons	0 heure, eau	0	0	3.1(Λ)	7.6(6)	11.3(10)	13.15(10)	14.4(10)	15.5(15)	17.3(15)	+ 1.8	0%

Nous introduisons uniquement dans le tableau les résultats des solutions sucrées à $1\frac{1}{2}\%$ — celles à 3% ont donné un peu moins bien. Les hypocotyles témoins, maintenus dans l'eau ordinaire, n'ont produit

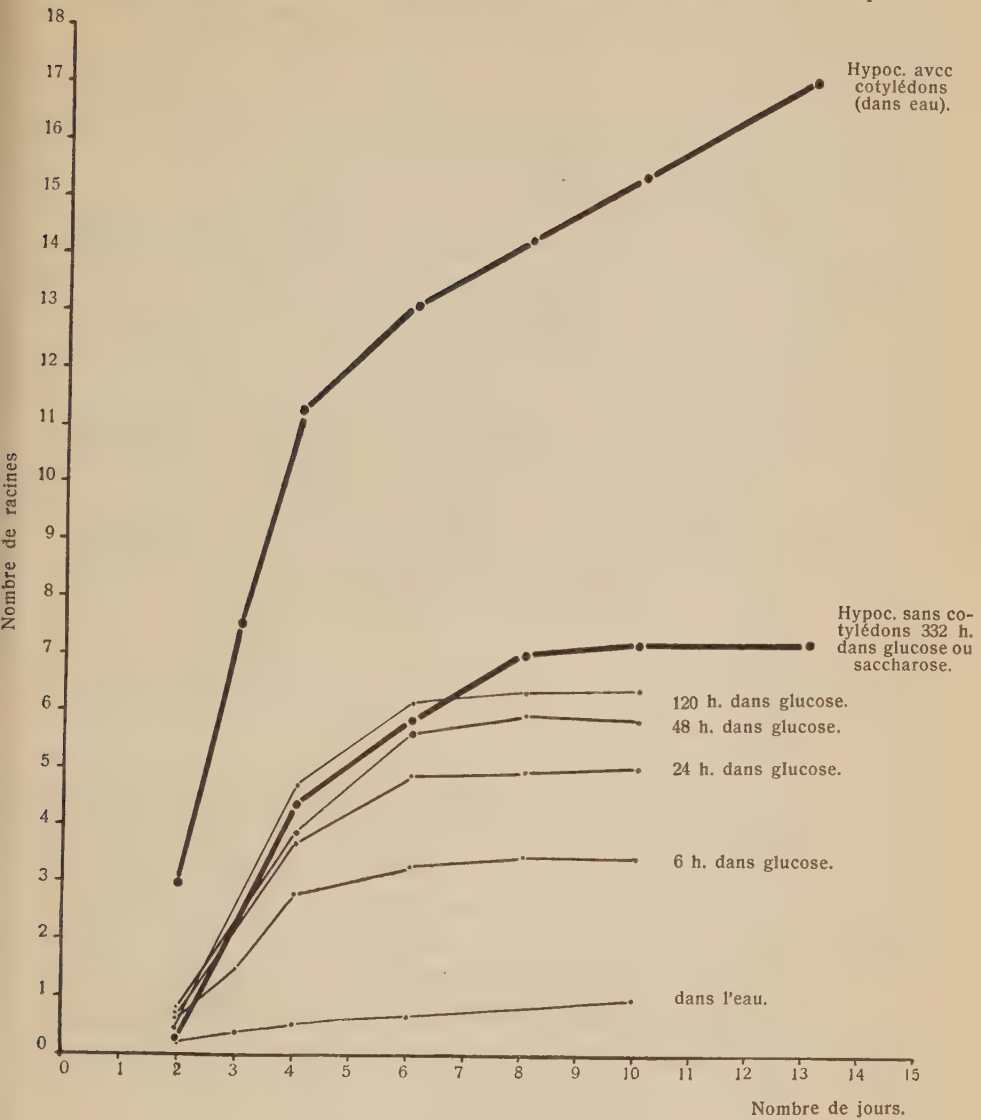


Diagramme annexé au Tabl. XIII.

au bout de 10 jours qu'une seule racine; les hypocotyles qui sont restés en contact avec leurs 2 cotylédons dans les mêmes conditions se sont comportés comme ceux que nous avons étudiés précédemment (environ 18 racines, type II, vigueur moyenne, tableau V).

Lorsque les hypocotyles qui, dans l'eau, ne parviennent à former qu'une seule racine, sont placés dans une solution de glucose à $1\frac{1}{2}\%$, ils manifestent un nombre de racines nouvelles qui augmente d'une manière régulière avec la durée de séjour de l'hypocotyle dans la solution. — Dans chaque cas, au bout d'une huitaine de jours, un plafond est atteint. — Les hypocotyles plongés d'une manière ininterrompue dans la solution de glucose atteignent un maximum de 7 à 8 racines (voir diagramme annexé au Tabl. XIII).

Les produits hydrocarbonés sont ici en excès. Cependant, en aucun cas, le maximum de racines apparues (7—8) n'approche du maximum de racines apparues sur l'hypocotyle non décapité de ses cotylédons (17 ou 30 selon les types I ou II de cotylédons).

Il est incontestable que les sucres provoquent la néoformation d'un certain nombre de racines.

Pouvons-nous cependant conclure de ce résultat que seuls les sucres sont responsables des néoformations de racines, et qu'il n'y a pas de substance spéciale nécessaire à la génération radiculaire?

Les sucres seuls, même en excès, ne suffisent pas à faire apparaître les racines, puisqu'ils ne réussissent qu'à amener 7—8 racines, alors que les substances venues des cotylédons, sucres et autres en font apparaître plus du double.

N'est-il pas plus logique de supposer que le sucre fourni en excès dans les solutions a permis la reprise du métabolisme des hypocotyles inaniés, maintient ceux-ci en vie et donne à d'autres substances qui s'y trouvent encore en petite quantité, la possibilité de promouvoir une génération radiculaire. — Cependant, nous devons nous demander si cette petite quantité de substance spéciale nécessaire n'est pas tout simplement un aliment azoté déficient qui, à la manière des sucres, agit comme facteur limitant (nous verrons plus loin § 3 que les expériences suggérées par cette hypothèse n'ont pas donné de résultats positifs).

Nous devons également nous demander si la suppression des cotylédons et de leurs contenus diastasiques ne diminue pas considérablement, pour l'hypocotyle, le potentiel métabolique cellulaire et le pouvoir d'utiliser les sucres (voir § 4).

La longueur des racines nouvelles est également intéressante à considérer. Dans l'eau ordinaire, sur les hypocotyles sans cotylédons, l'unique racine ne s'allonge pas; elle reste à l'état de pointe méristématique, tandis que sur les hypocotyles avec cotylédons, les racines s'allongent jusqu'à un maximum de 15 mm. Dans la solution de glucose,

sur les hypocotyles sans cotylédons, les 6 ou 7 racines néoformées s'allongent jusqu'à 25 mm., c'est-à-dire plus que dans les cas où les hypocotyles restent munis de leurs cotylédons.

La mortalité, qui est considérable pour les hypocotyles témoins dans l'eau, diminue en présence de glucose, et même, lorsque les contrôles après un certain temps sont prêts de mourir, les solutions de glucose ou de saccharose les rétablissent sains et turgescents.

Il convient donc de distinguer l'action très efficace du glucose et du saccharose au double point de vue de la longévité des hypocotyles et des racines et de la longueur remarquable que ces dernières atteignent, de l'action incomplète qu'ils ont au point de vue de la néoformation.

Le glucose et le saccharose provoquent l'apparition de néoformations radiculaires, mais cependant ne remplacent pas les cotylédons. Leur action génératrice atteint un maximum de beaucoup inférieur (8 racines) à celle des cotylédons (18-30 racines) (44)

Au point de vue de la **longueur des racines**, l'action des sucres est plus considérable que celle des cotylédons. **En présence de solutions sucrées, les racines existantes sur les hypocotyles décapités atteignent de 2 à 3 fois la longueur de celles des hypocotyles non décapités plongeant dans l'eau (45)**

Des expériences exposées ci-après, nous engageant à formuler cette hypothèse que: **dans les hypocotyles inanitiés et ne formant plus de racines, il reste cependant une certaine quantité de rhizocaline . (46)** (voir aussi (28)).

La petite quantité de rhizocaline serait devenue incapable de manifester des racines à cause de la déficience en carbohydrates où nous avons placé les hypocotyles. Ceux-ci meurent d'ailleurs au bout de peu de jours; mais, lorsqu'on leur donne du glucose ou du saccharose leur vie peut se prolonger fort longtemps et quelques racines apparaissent (un maximum de 7 à 8 racines).

Nos témoins dans l'eau ne forment donc plus de racines bien que contenant une petite quantité de rhizocaline, à cause de la déficience en carbohydrates, ceux-ci fonctionnant comme facteurs limitants (47)

4. Action simultanée ou successive du glucose et de diverses substances à radical azoté sur des hypocotyles.

Nous venons de voir que le glucose ou le saccharose seuls, agissant sur des hypocotyles isolés, ne peuvent remplacer entièrement l'action

cotylédonnaire et nous admettons qu'il y a déficience de produits azotés, ou autres. Dans la série suivante d'expériences, nous avons essayé d'éclaircir le rôle joué par différents extraits sur des hypocotyles préalablement ou simultanément mis en contact avec des sucres en excès.

Ceux-ci furent choisis de diverses catégories: d'abord des extraits cotylédonnaires de Balsamine, complets ou fractionnés comme précédemment par la terre à foulon; tenant compte des résultats de WENT (78, 80) qui mettent en évidence l'action néoformatrice des feuilles de diverses plantes sur les boutures de *Acalypha*, nous avons utilisé des diffusats de feuilles de *Carica Papaya* et de Thé, des macérations des mêmes plantes.

Nous avons ensuite cherché si des extraits de graines autres que celles très petites de Balsamine ne contenaient pas des quantités plus considérables de produits générateurs de racines. Le son de riz qui fut très étudié d'ailleurs à divers points de vue — Vitamines B, substances de croissance, etc., — qui contient à côté du péricarpe du riz et des téguments séminaux, la couche à gluten et l'embryon, s'est présenté à nous comme matériel particulièrement favorable. Nous l'avons utilisé aussi bien sur *Acalypha* (WENT) que sur Balsamine.

Le son de riz appelé dedek par les indigènes de Java peut être obtenu à Buitenzorg avec grande facilité.

La préparation d'un extrait de son de riz se fait en prenant, en poids, une partie de dedek et deux parties d'eau environ.

Ce mélange est chauffé lentement, de manière à ne jamais dépasser 70° C. pendant une heure ou deux; ensuite, par décantation, passage sur étamine et filtration, on élimine la plus grande partie de l'amidon; une ébullition de quelques minutes précipite les protéines.

L'extrait, que l'on peut conserver assez facilement avec quelques précautions d'aseptie, a été essayé sur les hypocotyles, soit tel, soit bouilli longuement, en différentes concentrations, soit ultrafiltré (technique d'après BECHHOLD, voir WENT (VI) 1932); le pH. a été aussi expérimentalement modifié.

Enfin, des substances azotées simples comme les aminoacides chimiquement purs ont été essayés: glycolle, leucine, tyrosine; aussi, la peptone du commerce et l'insuline, dont on connaît le rôle dans la faculté d'assimilation du glucose.

Ces diverses substances ont été mises en présence des hypocotyles soit seules (solutions aqueuses, solutions incorporées dans de la gélose

à 3‰); soit mélangées en diverses concentrations avec une solution de glucose à 1½‰.

Les hypocotyles sont laissés pendant 24 heures en contact des liqueurs; ensuite, celles-ci sont remplacées par de l'eau ordinaire.

Ces essais nous ont donné peu de succès.

Presque dans aucun cas, il n'y a de nouvelles racines au nombre supérieur à celui des témoins dans l'eau et dans le glucose seul. Les extraits avec ou sans glucose se montrent remarquablement toxiques, moins cependant, sur les hypocotyles avec cotylédons (48)

La même toxicité apparaît dans les essais de contrôle sur les feuilles de *Bryophyllum calycinum* qui furent injectées de ces substances. (Voir Fig. 4.)

Les insuccès enregistrés avec des extraits de feuilles de diverses espèces (Thé, *Carica Papaya*) peuvent aussi être dus, en dehors de la toxicité mise en évidence sur les hypocotyles de Balsamine, au fait établi par WENT pour la substance de croissance, que la rhizocaline ne peut être extraite par broyage du jus des organes qui la contiennent (voir WENT, page 103).

L'effet est moins catégorique sur les hypocotyles munis de leurs cotylédons; il y a néanmoins diminution dans le nombre habituel des racines.

Nous obtenons un nombre de nouvelles racines dans l'unique cas où les hypocotyles sont plongés dans une solution aqueuse d'insuline (3 gouttes dans 8 cc.) et surtout en présence de glucose à 1½ % (49)

Dans cette expérience avec l'insuline nous avons constaté que l'extrémité des nouvelles racines a souvent été arrêtée dans sa croissance.

Après la constatation que les hypocotyles nourris par leurs cotylédons résistent mieux à l'action toxique des divers extraits, nous avons pensé modifier les expériences précédentes: les hypocotyles sans cotylédons sont d'abord placés dans une solution à 1½‰ de glucose ou de saccharose, renouvelée toutes les 24 heures, jusqu'à ce que le nombre de racines nouvelles devienne stationnaire (7 ou 8 racines comme nous l'avons montré au tableau XIV). C'est ce moment, que nous les transportons dans des solutions d'extrait total de son de riz en concentrations diverses.

Les résultats sont intéressants: 1) grâce aux carbohydrates et aux racines déjà formées dans leurs solutions, la mortalité des hypocotyles

TABLEAU XIV.

ACTION SUCCESSIVE DU SACCHAROSE ET DE L'EXTRAIT TOTAL DE SON DE RIZ EN DIVERSES CONCENTRATIONS.

Concentration de l'extrait total de son de riz	Nombre de plantes	Nombre de racines au sortir de la solution de saccharose	Racines supplémentaires formées après:		Mortalité
		Moyenne	2 jours	5 jours	
1 cc.	15	7 (5)	0.2	—	100 ⁰ / ₀
0.36 cc.	15	7 (10)	0.7	1.25	47 ⁰ / ₀
0.12 cc.	16	7 (12)	0.3	1.44	40 ⁰ / ₀
0.04 cc.	15	7 (6)	0.3	0.17	20 ⁰ / ₀
0.00 cc.	27	7 (10)	0	0	50 ⁰ / ₀

diminue dans les extraits totaux de son de riz d'une manière très régulière depuis la concentration excessive de 1 cc. pour 8 cc. d'eau vers la concentration inférieure de 0.04 cc. où la mortalité est moindre que dans le cas du saccharose seul.

2) Un petit nombre de racines supplémentaires apparaît; le phénomène semble néanmoins interrompu par la toxicité.

Comme conclusion nous dirons que:

des hypocotyles, ayant séjourné dans une solution de sucre et ayant atteint le nombre maximum de racines, possible dans ces conditions (7 à 8), manifestent une augmentation des néoformations radiculaires quand on les traite ensuite avec un extrait total de son de riz . . . (50)

Nous sommes amenés donc à supposer l'existence d'une rhizocaline dans l'extrait de son de riz, c'est à dire dans la graine du riz. **D'autres graines que celle de Balsamine contiendraient donc une rhizocaline capable d'agir sur les hypocotyles de Balsamine (51)**

5. Rôle du métabolisme cellulaire des hypocotyles sans cotylédons.

A la fin de VI (Considérations générales), nous avons envisagé l'éventualité du rôle d'un métabolisme plus ou moins actif sur le nombre des néoformations radiculaires: la suppression des cotylédons correspondrait à une diminution importante du nombre et même à une

absence de racines sur l'hypocotyle par suite d'une diminution du pouvoir diastasique dans l'hypocotyle.

La conclusion (49) se rapportant à l'insuline nous indique également que le degré d'assimilabilité du glucose a une influence sur le nombre des néoformations.

Pouvons-nous exciter expérimentalement le métabolisme cellulaire de l'hypocotyle?

Nous avons essayé: A) en ajoutant des ferments (en eau et en gélose), ferments non bouillis et bouillis pour distinguer dans l'extrait une action fermentaire possible, d'une simple addition de produits organiques ou autres; B) en augmentant la tension en oxygène, ce qui doit avoir pour effet d'exciter les oxydations.

A) Action des ferments. Dans le premier cas, les hypocotyles sont mis en contact avec différents ferments bouillis ou non bouillis, soit seuls, soit en présence de glucose, de saccharose, d'extrait de cotylédons, de graines, extrait de son de riz. Les ferments sont: maltine (extrait diastasique de malt), papaïne, trypsine.

Nous ne publierons pas le tableau de ces résultats qui contrôlent ceux déjà discutés page 91, à savoir que: ferments, extraits de feuilles, de graines de Balsamine, ou autres (riz), de cotylédons, bouillis ou non bouillis, contiennent des éléments toxiques pour le matériel très fragile que constitue Balsamine. Nous nous proposons d'ailleurs, de reprendre ces essais avec des techniques perfectionnées.

Seul l'extrait cotylédonnaire total, accompagné de maltine, de papaïne ou de trypsine, de maltine plus trypsine, donne des résultats assez nets, encore que la mortalité soit considérable (80 à 100%).

Remarquons en outre **qu'une ébullition prolongée ne modifie pas l'action néoformatrice de racines. Le ou les produits actifs sont donc thermostables** (52)

La toxicité des produits ajoutés interrompt rapidement les expériences (53)

C'est pourquoi, de cette série d'essais, nous ne pourrions rien conclure de positif quant à l'action d'excitants métaboliques existant dans les produits ajoutés.

Cependant les indications qui nous sont données ici se rapprochent des résultats très positifs obtenus par WENT_e(1932), (84) sur le matériel plus résistant des tiges d'*Acalypha*, en présence d'extrait de malt non bouilli et bouilli.

B) Action de l'oxygène. Dans une série de recherches entreprises à l'Institut de Botanique de Liège, sur les phénomènes de sexualité chez *Mercurialis annua*, nous avons obtenu des résultats intéressants en cultivant les plantes dans des atmosphères à teneur en oxygène variant entre 5 et 50⁰/. Nous avons songé au Treub Laboratorium à voir comment se comporteraient nos hypocotyles si nous les maintenions dans des atmosphères à teneurs en oxygène différentes de celle de l'air ordinaire. Nous avons donc réalisé plusieurs séries d'essais: nos hypocotyles sont plongés dans des solutions déjà mentionnées plus haut (eau, glucose, insuline, extrait de son de riz) et en atmosphère close contenant une forte teneur d'oxygène (30 et 40⁰/), la pression intérieure étant égale à la pression atmosphérique. Nous employons deux séries de témoins dans l'eau pure: hypocotyles munis de leurs cotylédons, mis dans les godets avec 8 cc. d'eau, hypocotyles sans cotylédons, placés dans les mêmes conditions. Les résultats obtenus dans cette série d'expériences sont véritablement intéressants. (Tableau XV).

a) Hypocotyles munis de leurs cotylédons
à l'air libre ou dans l'oxygène à 40⁰/.

Ils donnent un même nombre de nouvelles racines au bout de 11 jours. Ce chiffre est atteint d'une manière accélérée dans l'oxygène. Dans l'air, il est de 28 racines de 30 mm., après 11 jours. C'est exactement le chiffre moyen que nous avons obtenu dans toutes nos expériences préliminaires sur le pouvoir radicigène des substances cotylédonnaires (type I, Tableau V). Dans l'oxygène à 40⁰/, un nombre considérable de racines (22 de 30 mm.) est atteint beaucoup plus rapidement, déjà après 5 jours. Cependant, même après 40 jours, le nombre de racines apparues ne dépasse pas le chiffre moyen de 28 que nous avons signalé comme maximum du pouvoir générateur des cotylédons particulièrement vigoureux (type I, Tableau V). Mais dès le début, la longueur des racines est beaucoup plus considérable dans l'oxygène et elle garde cette avance tandis que, dans l'air, la longueur moyenne (30—35 mm.) est obtenue généralement après une trentaine de jours et de plus, elle ne varie pas aussi longtemps que la gemmule ne s'est pas développée en feuilles. (Tableau VI, durée 57 jours).

De la première partie de cette expérience, nous concluons que l'oxygène seul n'augmente pas le pouvoir radicigène des cotylédons; mais cependant il agit comme un excitant du métabolisme de la plantule;

TABLEAU XV.

AUGMENTATION DE LA TENSION EN OXYGÈNE DU MILIEU
PRESSION ATMOSPHÉRIQUE.

	Nos des lots	Air ordinaire Nombre de racines après:		Mortalité	Tension oxygène à 40% pendant 4 jours			Mortalité	Racines supplémentaires		
		6 jours	11 jours		Nombre de racines après:				Après 6 jours		Après 40 j.
					6 jours	11 jours	40 jours		Nom- bre	Lon- gueur	
Hypocotyles munis de cotylédons eau	22	15(∧)	28 (30)	0%	22 (30)	27 (50)	28 (50)	0%	+ 7	+(20)	+ 0
Hypocotyles sans cotylédons eau	36 46	3.5 (5)	0	9%	0.4(∧) 4.5 (20)			60%	+ 0.4 + 1	(∧) +(15)	
Hypocotyles sans cotylédons glucose	22	6∧	8 (10)	25%	12 (12)	13 (10)	14 (50)	0%	+ 6	+(2)	+ 6 (40)
Hypocotyles sans cotylédons glucose + insuline	26	2.1 (3)		50%	2.7 (23)			25%	+ 0.6	(0)	
Hypocotyles sans cotylédons	46	0	0	80%	0.7 (3)				+ 0.7	+(3)	
extrait total de son de riz	22	0	0	100%	0	0		100%	0		
Hypocotyles sans cotylédons extrait total de son de riz + glucose	22	4∧	7 (10)		9∧	12 (10)	17 (10)		+ 5	+(0)	+ 10

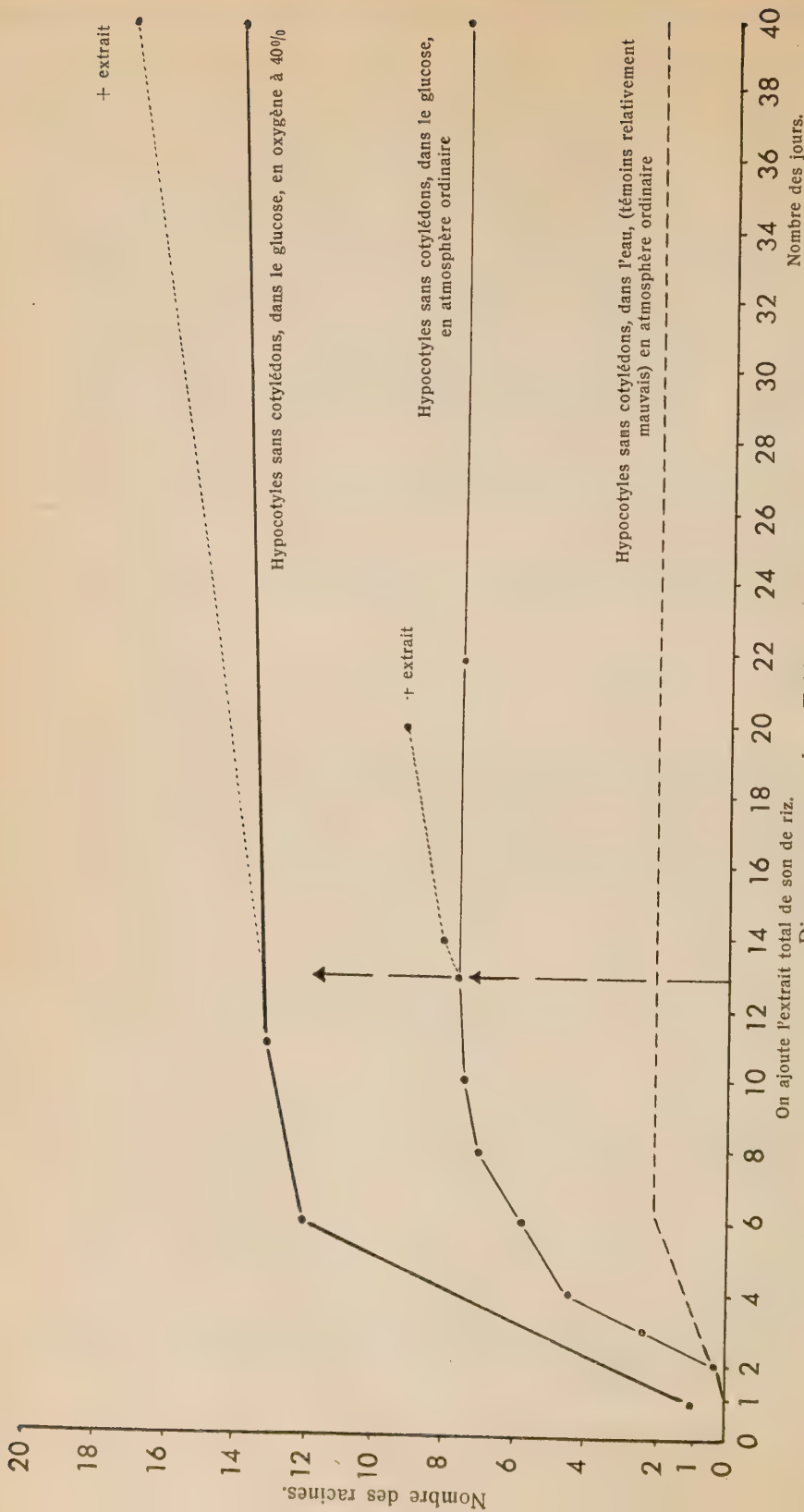


Diagramme annexé au Tableau XV.

- 1) il fait apparaître très tôt les méristèmes radiculaires;
- 2) il fait croître ceux-ci plus rapidement que dans l'air et permet aux racines d'atteindre, en moyenne, une plus grande longueur finale.

**b) Hypocotyles sans cotylédons
à l'air libre ou dans oxygène à 40‰.**

Lorsqu'ils sont dans les conditions établies par notre technique, les hypocotyles, dans l'air, ne font aucun méristème radiculaire; dans l'oxygène à 40‰, ils n'en provoquent pour ainsi dire pas davantage, 0,4 dans les témoins parfaits, 1, dans ceux qui sont incomplètement débarrassés des substances cotylédonnaires. (Exp. 46). Nous pouvons donc dire que, sur les hypocotyles inanitiés, l'oxygène n'a pas d'action. Mais ce qui est intéressant, c'est la longueur remarquable (20 mm.) atteinte par les quelques racines formées dans l'expériences 46. Sur ces hypocotyles incomplètement inanitiés, et qui dans l'air sont capables de pousser quelques pointes radiculaires qui ne grandissent pas, l'oxygène provoque un accroissement considérable de la longueur des racines.

Nous concluons donc que **l'augmentation de la tension en oxygène (30 % et 40 %) de l'atmosphère (pression ordinaire) n'a pas d'influence sur les hypocotyles complètement inanitiés (54)**

lorsque les hypocotyles ne sont pas totalement épuisés, la tension de 40 % d'oxygène n'ajoute pas de racines nouvelles, mais augmente d'une manière remarquable la longueur des racines (55)

Il nous paraît important de signaler que dans l'atmosphère dosée à 40‰ d'oxygène, nous avons obtenu des racines au-dessus de la surface du liquide, en dehors de leur zone habituelle d'apparition (Fig. 20) et dans ce cas, les hypocotyles étant parfaitement droits, on ne peut invoquer la conclusion **(38)**.

**c) Hypocotyles sans cotylédons
glucose et oxygène.**

Nous avons vu (conclusion **46**) que le glucose provoque l'apparition de racines (maximum 7—8) sur des hypocotyles qui dans l'eau n'en forment pas. Ce résultat est confirmé ici.

Si en même temps que le glucose, on fait agir l'oxygène, on constate une augmentation considérable du nombre et de la longueur des racines formées: après 11 jours, le nombre est le même que celui

formé par des hypocotyles munis de cotylédons moyens (type II, Tableau V: 14—15 racines). La longueur atteinte ici est plus considérable 50 mm. au lieu de 30—35 mm. Ainsi donc, ces hypocotyles à peu près totalement inanitiés au moment de l'expérience (série 22) auxquels nous donnons du sucre et un excitant métabolique, ont vécu sans encombre pendant plus de 40 jours (0% de mortalité). Le sommet décapité s'est élargi légèrement (voir Fig. 21) et les plus longues



Fig. 20



Fig. 21

racines se sont développées vers la surface du liquide dans un certain nombre de cas.

Nous savions déjà que le glucose et le saccharose remplacent partiellement l'action cotylédonnaire:

glucose ou saccharose: 7 à 8 racines;

cotylédons moyens (type II, Tableau V): 14 à 15 racines.

Nous acceptons l'hypothèse que $\frac{\text{glucose}}{\text{air}}$ ou $\frac{\text{saccharose}}{\text{air}}$ rendent possible l'utilisation d'une petite quantité de rhizocaline encore présente

dans les hypocotyles après l'enlèvement des cotylédons. Cette substance restait ineffective dans nos expériences par déficience des carbohydrates. Les fournissons-nous aux tissus en quantité suffisante, la rhizocaline devient susceptible de provoquer une néoformation radiculaire.

A présent nous ajoutons un fait nouveau:

en atmosphère à teneur d'O₂ de 30-40 %, en présence de glucose ou de saccharose, le nombre de racines nouvelles (14-15) est le même que celui obtenu sur des hypocotyles munis de leurs cotylédons de moyenne vigueur (type II, tableau V) (56)

Nous avons donc, sur des hypocotyles à peu près inaniés, qui, dans l'eau, formeraient une ou pas du tout de pointe radiculaire, réussi à remplacer presque complètement l'action des cotylédons et atteint le plafond de néoformation radiculaire pour des plantules moyennes, et nous ne le dépassons pas, quelle que soit la durée d'action de O₂ et de sucre. Il nous reste à tenter la même expérience sur des hypocotyles de plantes spécialement choisies dans le type I.

Nous nous trouvons expérimentalement dans des conditions à peu près idéales puisque nous réalisons avec sucre et O₂ le même nombre de racines que l'hypocotyle muni de ses cotylédons moyens. Si nous étions maîtres entièrement du phénomène, et si, dans l'hypocotyle et les cotylédons, n'existait pas préalablement un autre élément absolument nécessaire à l'apparition radiculaire, nous devrions, puisque nous avons réussi à remplacer entièrement l'action cotylédonnaire, faire produire des racines en nombre progressif, ce que nous n'avons pu réaliser comme on l'a vu.

Cela signifie: grâce à la nourriture, à l'excitation du métabolisme par l'oxygène, nous avons expérimentalement épuisé toute la puissance radicigène de l'hypocotyle (que nous attribuons à la rhizocaline); cette puissance est limitée; dès les premiers moments de la germination elle passe en partie dans l'hypocotyle (57)

il en reste une certaine quantité dans les cotylédons (58)

L'action des cotylédons est aussi une action de nutrition hydrocarbonée et d'excitation métabolique (59)

en supprimant les cotylédons, nous supprimons une certaine dose de rhizocaline, la nourriture, et l'activité fermentaire des cellules; nous restituons ensuite les deux derniers éléments, sous forme de sucre et d'oxygène (60)

dans ces expériences, c'est la rhizocaline qui est le facteur limitant de la génération radiculaire (61)

Il nous reste aussi à répéter l'expérience ci-dessus en ajoutant des radicaux azotés et SH.

d) Hypocotyles sans cotylédons
glucose + oxygène + son de riz.

Lorsqu'au $\frac{\text{glucose}}{\text{oxygène}}$, on mélange 3 gouttes d'extrait total de son riz, on n'obtient pas de meilleur résultat au bout de 11 jours qu'avec le $\frac{\text{glucose}}{\text{oxygène}}$ seul: 12,5 de 10 mm. — 13 de 10 mm. Mais chose importante, tandis qu'avec le sucre seul le nombre de racines reste stationnaire après le 11^{ème} jour jusqu'au 40^{ème} jour (de 13 à 14 racines), l'addition des 3 gouttes d'extrait de son de riz fait que, après les 11 premiers jours, le nombre des racines a continué à augmenter de 12 à 17 racines jusqu'au 40^{ème} jour d'observation. Dans ce cas, d'une manière nette, nous avons réussi à provoquer une progressive apparition de nouvelles racines (voir Tableau XV et le diagramme annexé).

Or, les expériences de WENT ont, en même temps que les nôtres, démontré que l'extrait de son de riz contient une rhizocaline (WENT, 1932, 90) et que celle-ci n'est pas assimilable à un élément nutritif, protéine ou carbohydrate.

Donc, ayant introduit une très légère quantité supplémentaire de rhizocaline et ayant mis nos hypocotyles dans des conditions de nutrition et d'activité métabolique idéales, comparables à celles de l'état naturel, c'est à dire lorsque les cotylédons restent sur la plante, nous constatons une nouvelle apparition de racines.

Le rôle capital joué par l'oxygène comme remplaçant les excitants métaboliques des cotylédons, nous explique pourquoi dans l'expérience (Tableau XIV), le mélange d'extrait total de son de riz et de glucose en atmosphère ordinaire ne donne pas plus de racines que le glucose seul.

Le résultat marquant de cette expérience est donc que **grâce à une petite quantité de rhizocaline ajoutée, nous avons pu dépasser progressivement le plafond atteint par le complexe: rhizocaline (incluse dans l'hypocotyle) + sucre + oxygène. (62)** En somme, nous avons agi comme auraient pu le faire des feuilles adultes de *Balsamina* qui créent de la rhizocaline. Grâce à notre matériel de *Balsamina*, que nous obtenons vide de réserves nutritives et de ferments métaboliques, nous avons pu explorer le rôle joué par chacun de ces facteurs dans la génération radiculaire, et nous avons

pu réaliser expérimentalement les conditions de l'état naturel: hypocotyle muni de ses réserves cotylédonnaires.

Nous savons maintenant que ces différents agents sont nécessaires pour que la rhizocaline emprisonnée dans l'hypocotyle puisse manifester sa puissance néoformatrice.

Les boutures d'*Acalypha* que WENT a spécialement utilisées appartiennent à des plantes adultes; elles sont riches de réserves hydrocarbonées et d'éléments métaboliques. Jamais ces boutures ne se trouvent dans les conditions d'inanition des hypocotyles de *Balsamine*.

Les conditions de nutrition et d'activité fermentaire intracellulaires sont donc toujours réalisées, ne fonctionnent pas comme facteur limitant et par conséquent l'addition de rhizocaline d'origine quelconque permet à sa fonction radicigène d'agir librement.

6. RAPPORT ENTRE QUANTITÉ DE RHIZOCALINE ET NOMBRE DE RACINES.

Maintenant que nous avons élucidé les aspects du problème de la néoformation raculaire chez *Balsamine* et déterminé les facteurs essentiels de l'apparition du phénomène, nous allons essayer des opérations quantitatives:

Nous n'avons pas encore réussi à isoler la rhizocaline. Il n'est donc pas possible, à proprement parler, d'établir une proportionnalité entre une quantité déterminée de rhizocaline et un certain nombre de racines.

Nous avons démontré (p. 53 et 55) qu'aux premières périodes de la germination, la rhizocaline doit en grande partie se répandre parmi les tissus de l'hypocotyle et des racines principales. Nous savons que, dès qu'il y a une accumulation non seulement de rhizocaline, mais aussi de substances nutritives et de complexes fermentaires, des racines apparaissent. Nous supposons que la rhizocaline est répandue le long de l'hypocotyle pendant la germination d'une manière approximativement uniforme.

Si tel était le cas, le découpage en fragments des hypocotyles ayant atteint la grandeur désirée, 5—7 cm, partagerait la rhizocaline en quantités proportionnelles à la longueur du fragment et provoquerait une nombre de racines également proportionnel à cette longueur.

Nous avons réalisé cette dernière expérience en présence de carbohydrates en excès avec l'intention de vérifier aussi nos expériences

précédentes, à savoir que le sucre ne joue pas un rôle total mais seulement nutritif, car, si son rôle est essentiel, le nombre de racines sera approximativement le même partout, quelle que soit la longueur du fragment.

Jusqu'à présent, nous avons travaillé sur des hypocotyles inanitiés, décapités 3, 4 ou 5 jours avant l'enlèvement des racines principales et la mise en expérience, et qui, dans l'eau, forment 1 ou pas de racine. Cette fois, nous prendrons des hypocotyles non inanitiés, décapités au moment de la mise en expérience, et contenant une quantité de rhizocaline pouvant leur faire produire 8—9 racines (Tableau I). Par le mode de culture, on les obtient d'une longueur variant entre 100 et 60 mm. Toutefois, après la décapitation, nous attendrons quelques heures avant de sectionner les hypocotyles en fragments de diverses longueurs. Nous avons vu en effet (Tableau IX) que si on découpe en fragments immédiatement après la décapitation, il se forme plus de racines dans les segments supérieurs et nous en avons conclu (37) que la rhizocaline en excès, venant des cotylédons, voyage vers la base de l'hypocotyle qu'elle atteint en quelques jours (39).

Quelques heures après la décapitation, les hypocotyles sont découpés et les fragments mis au contact de saccharose à $1\frac{1}{2}\%$, que l'on renouvelle toutes les 24 heures, jusqu'à la fin de l'expérience.

La Tableau XVI donne les résultats obtenus et nous apprend :

1°) que les hypocotyles entiers de 60 mm., décapités au moment où les racines principales sont enlevées, plongés dans du saccharose renouvelé, sont capables de produire un nombre de nouvelles racines égal à la moyenne de celles des hypocotyles — cultivés sur eau, munis de leurs cotylédons (type I du Tableau V); de plus, ces racines sont plus longues (70 mm. au lieu de 35—40 mm.);

2°) que les hypocotyles étiolés, longs de 100 mm. sont inférieurs à ceux de 60 mm. (voir 1°) quant au nombre des racines;

3°) que, dans 1°) et 2°), la présence de carbohydrates permet un allongement considérable des nouvelles racines qui atteignent 70—80 mm.;

4°) que les expériences 1°) et 2°) menées durant 51 jours avec du matériel en bonne santé et des solutions de sucres renouvelées, indemnes de bactéries, révèlent dans le nombre des racines un plafond au bout d'une trentaine de jours, établissant que les carbohydrates ne jouent pas le rôle de facteur limitant de la néoformation;

5°) que ce facteur limitant est répandu le long de l'hypocotyle d'une manière assez régulière.

Dans le cas des fragments de 20 mm. et de 8 mm. de long, il y a plus de racines dans les morceaux de sommet que dans ceux de la base; ce qui confirme les observations précédentes (Tableau IX). — Ce fait ne se vérifie pas sur les fragments de 15 mm.

6°) que dans les fragments de 20 et 15 mm., ceux qui correspondent au sommet allongent fortement leurs racines tandis que les fragments inférieurs en sont incapables: il n'en est pas de même pour les tous petits fragments de 8 mm.; serait-ce parce que, dans le haut,

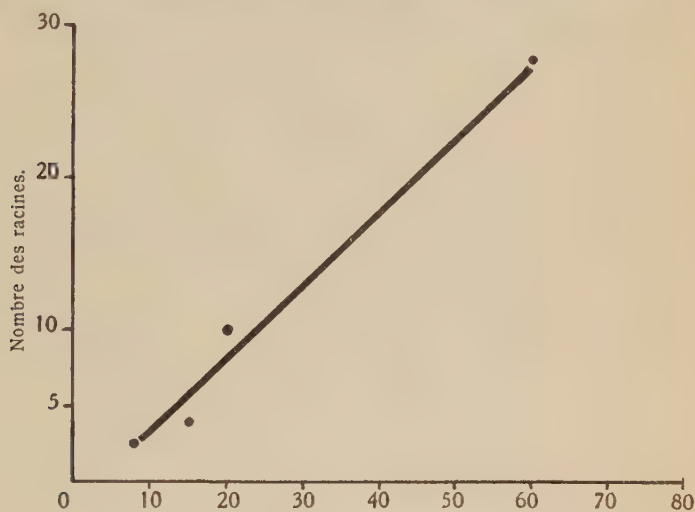


Diagramme annexe au Tableau XVI.

il reste, au moment du découpage, un peu plus de substances cotylédonnaires?

7°) le nombre moyen de nouvelles racines apparues sur les divers fragments de diverses longueurs est proportionnel à la longueur des fragments considérés. Le diagramme est une ligne droite . . . (63)

8°) Le nombre total des racines apparues sur l'ensemble des fragments de 20 mm. découpés dans un hypocotyle, est le même en moyenne que celui qui se manifeste sur les hypocotyles entiers (64)

Pour les autres cas (8 mm. et 15 mm.), nous admettons que la fragmentation a provoqué une perte de substance et diminué, dans une certaine mesure le nombre total des racines produites sur les fragments d'un même hypocotyle.

Ces conclusions très nettes nous intéressent au plus haut point car elles marquent bien: que si les glucides sont nécessaires, ils ne

INFLUENCE DE LA GRANDEUR DE MORCEAUX D'HYPOCOTYLE
EXCÈS DE CARBOHYDRATE

Longueurs des fragments d'hypocotyles	Nombre d'individus	NOMBRE DE JOURS									
		2 jours	3 jours	5 jours	7 jours	9 jours	13 jours	15 jours	17 jours	19 jours	21 jours
100 mm. hypocotyles entiers généralment étiolés	4	1 (p)	5 (5)	18 (10)	20 (20)	21 (50)	21 (50)	21 (50)	21 (50)	21.3 (50)	21.3 (7)
60 mm. hypocotyles entiers	24	1 (p)	8 (4)	22 (10)	24 (10)	25 (15)	25 (20)	26 (20)	26.5 (30)	27.5 (35)	27.5 (3)
20 mm. hypocotyles de mm. divisés 3 fragments égaux	12	sommet 0 milieu 0 base 1(p)	2 (^) 2 (^) 2 (^)	9 (5) 8 (^) 8 (^)	9 (5) 9 (5) 8 (4)	11 (12) 9 (5) 8 (4)	11 (25) 9 (5) 9 (4)	11.5 (30) 9 (5) 9 (5)	11.5 (40) 9 (5) 9.5 (5)	11.5 (40) 9 (5) 9.5 (5)	11.5 (4) 9 (5) 9.5 (5)
15 mm. hypocotyles de mm. divisés 4 fragments égaux	16	sommet 0 milieu 0 0 base 0	0 0 1 0.5 (^)	3 (^) 1 (p) 4 (3) 2.5 (p)	3 (6) 2 (^) 4 (5) 5 (^)	3 (12) 2 (^) 4 (5) 5 (^)	3 (20) 2 (^) 4 (5) 5 (^)	3.5 (25) 2 (^) 4.5 (5) 5 (^)	3.5 (25) 2 (^) 4.5 (5) 5 (^)	3.5 + (30) 2 (^) 4.5 (5) 5 (^)	3.5 (3) 2 (^) 4.5 (5) 5 (^)
8 mm. hypocotyles de mm. divisés 7 fragments égaux	26	sommet 0 0 0 0 0 0 0 base 0	0 0.3 (p) 0 0 0 0 0 0	3 (^) 2 (^) 4 (^) 0 0 0 0	3.5 (3) 3 (^) 4 (4) 0 0.7 (p) 1 (p) 0	3.5 (3) 3.5 (3) 4.5 (^) 0 0.7 (^) 1.5 (^) 0	4 (3) 3.5 (^) 6 (^) 0.5 (^) 0.7 (^) 2 (^) 0	4 (3) 3.5 (^) 6 (^) 0.5 (^) 0.7 + (^) 2 (^) 0	4 (3) 3.5 (^) 6 (^) 0.5 (^) 0.7 (^) 2 (^) 0	4.5 (3) 3.5 (^) 6 (^) 0.5 (^) — 2 (^) 0	4.5 (3) 4 (^) 7 (^) 0.5 (^) — 2 (^) 0
témoins eau mm. hypocotyles entiers	6	0	3 (3)	6 (5)	7 (6)	7 (6)	7 (6)	7.5 (7)	—	—	—

VI.

R LA NÉOFORMATION RADICULAIRE EN PRÉSENCE D'UN

accharose 1 $\frac{1}{2}$ ‰).

RACINES APRÈS:									Nombre total de racines produites sur les fragments	Moyenne des racines produites sur chaque fragment	Mortalité à 51 jours (+ indique le jour de la mort)
23 jours	25 jours	28 jours	30 jours	35 jours	37 jours	43 jours	47 jours	51 jours			
1.3 (70)	21.3 (75)	21.3 (75)	21.3 (80)	21.3 (80)	21.3 (80)	21.3 (80)	21.3 (80)	21.3 (80)	21.3	—	0
28 (40)	28 (50)	28 (55)	28 + (60)	28 (60)	28 (65)	28 (70)	28 (70)	28 (70)	28	28	70%
12 (40)	12 (40)	—	—	—	—	—	—	12 (40)	30	10	100%
9 (6)	9 (6)	9 (6)	9.5 (6)	9.5 + (6)	9.5 (6)	—	—	9.5 (6)			100%
9.5 (5)	9.5 + (5)	—	—	—	—	—	—	9.5 (5)			100%
—	—	—	—	—	—	—	—	3.5 (30)	15	4	100%
—	—	—	—	—	—	—	—	2 (^)			100%
5 + (5)	—	—	—	—	—	—	—	4.5 (5)			100%
5 + (^)	—	—	—	—	—	—	—	5 (^)			100%
4.5 (3)	4.5 (3)	4.5 (3)	—	—	—	—	—	4.5 (3)	19	2.5	50%
4 (^)	4 (^)	4.3 (^)	—	—	—	—	—	4.3 (^)			0
7 (^)	7 (^)	7 (^)	—	—	—	—	—	7 (^)			0
0.7 (^)	0.7 (^)	0.7 (^)	0.7 (^)	0.7 (^)	0.7 (^)	0.7 (^)	—	0.7 (^)			100%
—	—	—	—	—	—	—	—	0.7 (^)			100%
2 (^)	2 (^)	2 (^)	—	—	—	—	—	2 (^)			100%
0	0	0	—	—	—	—	—	0			100%
—	—	—	—	—	—	—	—	7.5 (7)	7.5	—	100%

commandent pas quantitativement le phénomène de la néoformation des racines — que la rhizocaline se répartit assez uniformément dans les hypocotyles dès le début de la germination et que le nombre des racines est proportionnel à la longueur des fragments, ou, en d'autres termes, à la quantité de rhizocaline.

VII. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Le travail exposé étudie les conditions de néoformation de racines sur des fragments de tiges et des hypocotyles très jeunes. Un grand nombre d'expériences ont été exécutées en vue de trouver le matériel favorable: fragments de tiges dont la liste est donnée, plantules en voie de germination. Les principaux résultats de ce travail sont obtenus avec les germinations de *Impatiens Balsamina*.

Chez *Impatiens Balsamina*, il existe un nombre fixe de 5 ou 7 racines préformées dans l'embryon; celles-ci se développent sans se ramifier (7), (8), jusqu'au moment où elles vieillissent. Alors elles se ramifient (9); de même aussi lorsqu'elles sont blessées (11); au cours de la germination, un phénomène de néoformation radicaire se manifeste, soit par des ramifications sur les racines préformées, soit par de nouvelles racines sur la base de l'hypocotyle (12). Les nombres de ces formations étant corrélatifs l'un de l'autre (13), ils peuvent servir à mettre en évidence des quantités de substances formatrices de racines (14), pour lesquelles nous proposons le mot collectif (p. 52) „rhizocaline” ρίζα, racine et καλεω: j'appelle, je fais venir.

Pour simplifier la numération du phénomène de la néoformation des racines, la base de l'hypocotyle et les racines préformées ont été supprimées afin de nous limiter à l'observation de racines nouvelles apparaissant sur l'hypocotyle.

D'une manière constante, au bout d'une quinzaine de jours le nombre des racines n'augmente plus et le palier (16) ainsi atteint dépend de la grosseur et de l'état de santé des cotylédons, type I: 28(35), type II: 14 ou 15(15) (15), c'est-à-dire de leurs réserves en substances diverses (17 et 33) parmi lesquelles les carbohydrates encore présents après l'expérience ne peuvent être considérés comme facteur limitant (18 et 19). Le nombre total des racines n'est pas influencé par l'obscurité, la lumière diffuse, même si de jeunes feuilles apparaissent (20 et 21), le processus d'étiollement, la longueur de la plantule (27), il dépend uniquement de substances contenues dans les cotylédons (24). La longueur de ces racines augmente alors qu'il n'en n'apparaît plus de

nouvelles, quand les jeunes feuilles se sont développées et fonctionnent par photosynthèse à la lumière diffuse (22 et 23) et aussi lorsque les cotylédons sont exposés à une lumière intense (25).

Dans cette dernière condition, la tige se développe, les cotylédons tombent après 30 jours environ et des feuilles apparaissent qui grandissent rapidement, le palier dans le nombre des racines est brusquement dépassé et l'augmentation du nombre et de la longueur de celles-ci devient progressive et continue (26), mettant en évidence le double rôle photosynthétique des feuilles adultes dans la constitution de substances hydrocarbonées et de substances complexes, entre autres de rhizocaline.

Ces deux groupes de substances existent en réserve dans les cotylédons (24). Dès que l'on supprime ceux-ci, le nombre des racines et leur croissance diminuent. Ces substances descendent peu à peu le long de l'hypocotyle vers les racines principales préformées (36); elles manifestent leur action, dès que le courant plasmique est interrompu: coupure profonde, ligature, simple courbure dans l'axe hypocotylé (38); elles ne peuvent circuler que dans une seule direction vers la base organique de l'hypocotyle (37 et 40).

Après la décapitation, il reste une petite quantité de substances cotylédonnaires dans l'hypocotyle (28 et 46). Au bout d'une semaine, l'hypocotyle est inanitié et incapable de produire de nouvelles racines (29 et 30). Cependant, en présence de sucres en excès, il manifeste un certain nombre de néoformations radiculaires, prouvant que l'inanition est facteur limitant, que la rhizocaline existe encore dans les tissus (44 et 47) en petite quantité, capable de donner un maximum de 8 nouvelles racines, que les sucres provoquent un accroissement considérable de la longueur des quelques racines formées; qu'ils fonctionnent réellement comme facteur nutritif; de plus, ils diminuent la mortalité (45).

Quand, après la suppression des racines principales, c'est-à-dire au début de l'accumulation forcée des substances cotylédonnaires, on décapite les hypotyles de jour en jour, le nombre des racines augmente parallèlement (32). Cette augmentation, dessine une courbe hyperbolique; elle se ralentit progressivement à mesure que les cotylédons se vident de rhizocaline (33 et 34) et s'arrête au palier déjà signalé (16) marquant la limite de la quantité de rhizocaline (18 et 19).

La rhizocaline manifeste son action: 1°) au moment de la constitution de l'embryon dans la graine, par la formation de la radicule et des germes de racines annexes (41); 2°) au cours de la germination (9),

dès qu'il y a un ralentissement ou un arrêt de la circulation (11 et 38); 3°) dès que les tissus subissent un métabolisme intensifié).

D'une part, lorsqu'on expérimente sur des hypocotyles inanitiés, les extraits complets de cotylédons et de graines de *Impatiens Balsamina* provoquent une légère tendance à la néoformation des racines, mais sont toxiques (42) (beaucoup moins cependant quand les hypocotyles restent en contact avec leurs cotylédons). De plus, les diverses portions de ces extraits obtenus par le traitement de la terre à foulon (technique de séparation de la vitamine B), bouillies, non bouillies, à différents p.H., ne donnent pas de résultats précis (43). Enfin, des extraits complets ou partiels de son de riz et de diverses substances à radical azoté, dans les mêmes conditions, ne sont pas meilleurs (48).

D'autre part, lorsqu'on expérimente sur des hypocotyles inanitiés préalablement, mais en présence de sucres en excès, on obtient des néoformations radiculaires par l'action de l'insuline (49) et lorsqu'on expérimente sur des hypocotyles qui ont séjourné préalablement dans une solution de sucres et ont atteint le nombre maximum de racines correspondant à la petite quantité de rhizocaline restée dans les tissus, on obtient une augmentation des néoformations par l'action d'un extrait total de son de riz (50). Ce résultat est intéressant parce qu'il montre également l'influence de la concentration de l'extrait. Il y aurait une rhizocaline dans le grain de riz capable d'agir sur les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* (51).

Les modifications expérimentales du métabolisme dans les tissus hypocotylaires ont été réalisées de deux manières:

1°) par l'action de la maltine (extrait de la diastase du malt), des ferments papaïne, trypsine. On constate une légère augmentation dans les néoformations, même lorsque ces produits sont bouillis longtemps ce qui écarte la possibilité d'action directe des ferments ordinaires (52), phénomène rapidement interrompu par la toxicité (53);

2°) par l'augmentation de la tension en oxygène (atmosphère à 30 et 40 % d'oxygène). Cette augmentation de la teneur en oxygène n'a pas d'influence sur les hypocotyles absolument inanitiés (54); mais bien au point de vue de la longueur des racines, sur ceux qui ne sont pas encore totalement épuisés (55). Lorsque les hypocotyles sont en présence de carbohydrates en excès (glucose ou saccharose), la tension d'oxygène de 40 % provoque une néoformation considérable (56) qui n'augmente plus à partir d'une quinzaine de jours (14—15 racines au lieu du maximum de 8 obtenues par le sucre dans l'air).

Ce résultat est fort important, car les contrôles dans la même atmosphère d'oxygène et sans sucre, n'ont pas manifesté plus d'une seule racine; le chiffre de 15 racines, correspond à ce que produisent des hypocotyles moyens munis de leurs deux cotylédons. (Type II, concl. (15)).

Nous avons donc expérimentalement au moyen de sucre et d'oxygène remplacé les conditions naturelles de nutrition et d'activité métabolique d'un hypocotyle muni de ses cotylédons moyens et fait produire à des hypocotyles inanitiés, le même nombre de racines qu'à une plantule munie de ses cotylédons.

Le fait cependant que, par nos conditions expérimentales où sucre et oxygène sont en excès, nous ne dépassons pas, en nombre de racines, le palier que des plantules normales atteignent, nous prouve que dans l'hypocotyle existe un facteur limitant: *rhizocaline*, de la génération radiculaire (57, 58, 59, 60, 61). Si au moment où le palier normal est atteint, nous ajoutons quelques gouttes d'extrait de son de riz où la présence de rhizocaline a été démontrée par WENT, une nouvelle génération radiculaire se produit (62).

Nous pensons avoir élucidé les facteurs essentiels de la génération radiculaire sur hypocotyles d'*Impatiens Balsamina*:

- 1) présence de rhizocaline dans l'hypocotyle, facteur limitant;
- 2) nutrition hydrocarbonée;
- 3) action d'oxydations cellulaires qui sont représentées dans les plantules par des catalyseurs d'oxydation et dans nos expériences par une augmentation de la tension en oxygène.

Si, les carbohydrates étant en excès, nous organisons une expérience où la rhizocaline est répartie à peu près uniformément dans différents fragments d'hypocotyles, le nombre des racines nouvelles est proportionnel à la longueur des fragments hypocotylaires (63 et 64).

Evidemment, nous considérerons l'existence de la rhizocaline comme hypothèse de travail, puisque nous n'avons pas encore réussi à l'isoler et qu'elle ne peut être définie comme substance chimique.

Cependant, nous estimons que cette hypothèse a une valeur réelle: le nombre de faits disparates qu'elle permet de comprendre est très considérable. Nous en reparlerons (voir conclusions BOUILLENNE et WENT, 1932).

Nos expériences nous ont permis aussi de préciser les différences qui existent entre les plantules de *Impatiens Balsamina* et les boutures de *Acalypha* utilisées par F. WENT (1932).

Elles nous ont permis aussi d'expliquer les différences de comportement des deux matériels d'expériences et des résultats en apparence divergents.

D'une part, les hypocotyles de *Balsamina*, dans l'eau, ne produisent plus de racines, ils sont épuisés en carbohydrates et ne contiennent plus qu'une petite quantité de rhizocaline et des complexes cotylédonaire régulant le métabolisme.

Si les carbohydrates leur sont donnés en excès, la rhizocaline agit: des racines nouvelles apparaissent (premier palier dû à un manque d'activité cellulaire); si, en présence de sucre, on active le métabolisme au moyen d'oxygène: nouvelle augmentation du nombre des racines (deuxième palier de néoformation), la rhizocaline réalise tout son potentiel (conditions réalisées à l'état normal).

Pour obtenir une nouvelle augmentation du nombre des racines, il faut cette fois ajouter une dose supplémentaire de rhizocaline qui ici est facteur limitant (voir diagramme annexé au Tableau XVI).

D'autre part, les boutures d'*Acalypha*, matériel adulte, résistant, riche en amidon et complexes fermentaires qu'il n'est point nécessaire de lui ajouter, se trouve d'emblée dans les conditions réalisées dans nos expériences: hypocotyle inanitié + sucre + oxygène. Le seul facteur limitant est la rhizocaline.

Août 1932.

Treub-Laboratorium
BUITENZORG.

DEUXIÈME PARTIE.

NÉOFORMATION DE RACINES SUR TIGES D'ACALYPHA

PAR

F. WENT.

I. INTRODUCTION.

Les considérations générales, la littérature sur la formation de racines de même que la discussion des résultats obtenus par BOUILLENNE sur *Impatiens Balsamina* et par moi-même sur *Acalypha* sont traitées dans l'ouvrage de BOUILLENNE et WENT.

Le présent mémoire ne contient que les faits observés et les conclusions directes qui s'en dégagent. Les titres des publications citées plus loin sont donnés dans l'ouvrage de BOUILLENNE et WENT.

Dans une note préliminaire (WENT, 1929, 164), j'ai publié déjà quelques résultats d'une recherche sur la néoformation de racines dans les boutures d'une variété d'*Acalypha*. Mon but était d'élucider certaines corrélations internes entre feuilles, bourgeons et racines. J'ai suggéré l'existence d'une substance spéciale formatrice de racines: la rhizocaline, comme nous nous proposons de la désigner aujourd'hui (voir p. 28).

II. MATÉRIEL.

La première condition est de trouver un matériel ne possédant pas de germes de racines et qui pourtant puisse en former facilement de nouveaux dans certaines conditions expérimentales.

Après maints essais, deux variétés d'*Acalypha* sont choisies: *Acalypha Wilkesiana* f. *triumphans* et *Acalypha hispida*. Elles sont cultivées fréquemment dans les environs de Buitenzorg. Les plantes dont j'ai pris les branches se trouvaient dans le Jardin Botanique et le jardin de l'ancienne Rubberproefstation. Les autres variétés étudiées ne se sont

pas prêtées aux expériences à cause de la présence de trop de germes de racines et de la faculté de former des bourgeons adventifs.

Acalypha est un arbuste remarquable avec beaucoup de branches sortant au ras du sol. Rarement, les branches principales ont plus de 5 cm. de diamètre, et la plupart n'ont que 1 cm. — Elles ne sont pas souvent ramifiées; — il est assez fréquent d'en trouver de 2 mètres de long sans pousses latérales. Elles portent des feuilles larges avec une divergence de $\frac{3}{8}$. Sur les branches gourmandes seules, les feuilles sont assez éloignées les unes des autres et restent vivantes pendant longtemps, les branches normales portent leurs feuilles accumulées près du sommet, parce que d'une part les entrenœuds sont plus courts et de l'autre, les feuilles tombent plus tôt que sur les branches gourmandes.

GERMES DE RACINES.

Pour nos expériences, les branches gourmandes ne peuvent être utilisées: elles meurent trop vite et leur liber est trop mince. D'autre part, elles n'ont pas de germes de racines. Les branches normales dressées qui n'ont pas poussé trop lentement constituent un matériel excellent. Elles portent cependant quelques germes de racines, mais moins que les branches horizontales ou pendantes.

Les germes sont localisés autour des bourgeons axillaires. Le plus souvent, ils se trouvent à côté du bourgeon, juste en dessous de l'insertion des faisceaux foliaires latéraux; plus rarement sous le faisceau médian au-dessus du bourgeon. Heureusement, ils s'arrêtent dans leur développement assez tardivement, de sorte qu'il est possible de les reconnaître et de les supprimer aisément. Il est indispensable, en effet, de les couper pour n'avoir point d'ennui.

III. TECHNIQUE.

Chaque branche est minutieusement examinée avant la mise en expérience, c'est-à-dire avant qu'elle soit découpée en fragments. Les branches plus ou moins pendantes sont souvent couvertes de germes de racines (voir photo 5) et de temps en temps, on remarque le même phénomène chez les branches centrales de l'arbuste qui ont poussé très lentement et dont les entrenœuds sont extrêmement courts. Souvent alors les germes sont tellement entassés qu'on pourrait parler de "burr-knots", comme on en trouve chez quelques pommiers (VAN DER LEK,

1929, 142). Un tel cas est reproduit dans la Photo 5, qui montre des branches pendantes près du sol, où elles ont pu, grâce à l'humidité plus grande, constituer un véritable duvet de germes radiculaires. Les branches verticales, d'autre part, ne portent aucune racine.

Pour distinguer sur les boutures les racines préformées et celles qui apparaissent en néoformation, on peut utiliser les caractères suivants :

Racines en néoformation	Racines préformées à l'état de germes
Apparition après 7 jours ou plus.	Le plus souvent visibles à l'œil nu avant le découpage des boutures. Apparition souvent en moins de 7 jours.
Localisation auprès de la coupure basale, le plus souvent à une distance d'un millimètre.	Localisation le long des boutures, près des bourgeons ou en rangées en face des rayons ligneux.
Dès le commencement, plus ou moins transparentes.	Au commencement de leur croissance, parfois la teinte des tissus est plus opaque.

Lorsque les branches d'*Acalypha* sont coupées en boutures, elles s'enracinent facilement dans l'eau ou dans la terre. Dans la suite, je n'ai plus cultivé les boutures que dans l'eau de source sans addition aucune, parce que les solutions minérales nutritives de SACHS ou de KNOP sont nuisibles aux plantes: elles provoquent une moisissure prématurée.

De même CURTIS (1918, 34) a trouvé que les solutions de KNOP et VAN DER CRONE en concentration de 0.5‰ empêchent la formation de racines sur boutures de *Ligustrum*.

Précédemment, j'ai observé que les plantules d'avoine croissent moins vite et donnent des courbures faibles avec la substance de croissance lorsqu'elles sont cultivées en KNOP au lieu d'eau pure.

Chaque bouture est placée séparément dans un tube de verre et sa base plonge dans l'eau sur une hauteur de $\frac{1}{2}$ cm.; elle est soutenue par une pince de fer dont les bouts reposent sur le bord du tube, et son sommet sortant du tube peut être facilement traité. Les tubes avec plantes sont placés dans une serre en pleine lumière afin que celles-ci ne pourrissent pas (dans le laboratoire, il se forme souvent

des moisissures sur les segments, au-dessus autant que dans l'eau). Il ne s'agit probablement pas uniquement de l'action désinfectante du soleil; l'action de la photosynthèse réalisée dans la lumière maintient les branches en vie plus longtemps.

Les boutures contiennent toujours au commencement des expériences beaucoup d'amidon. Tant qu'elles restent vivantes l'amidon ne disparaît pas parce que les cellules de l'écorce contiennent beaucoup de chlorophylle et élaborent activement. Beaucoup de boutures, privées le 12—X—1931 de leurs feuilles et bourgeons vivent encore le 12—XII—1931 et contiennent de l'amidon dans les couches les plus jeunes du liber et dans les rayons ligneux. Seules, les boutures des parties apicales des branches ne contiennent plus d'amidon, bien qu'elles restent vivantes. Il semble qu'elles ont une photosynthèse plus forte que celles coupées dans les parties basales: la décharge des produits, qu'il faut assumer de ce fait, est balancée par la formation nouvelle de sucres.

Voici la méthode suivie pour préparer les boutures: la branche choisie dans le jardin est examinée soigneusement au laboratoire et chaque germe de racine et chaque bourgeon est coupé assez profondément jusqu'au liber. Comme il n'y a pas de bourgeons adventifs, il suffit de rechercher les cicatrices des pétioles sur la branche, qui sont bien visibles. Après cet examen, la branche est coupée ou bien sciée en morceaux d'une longueur de 6 cm. La coupure est faite transversalement (pas obliquement, parce que cette précaution est ici inutile). La scie doit être très fine.

Chaque bouture est numérotée par fixation d'un fil de fer avec numéro dans la moëlle avant le découpage; étant numérotées successivement, elles ne peuvent être retournées et la partie basale sera toujours au contact de l'eau (voir Photo 6).

Au début, nous avions l'habitude de numéroté de la base jusqu'au sommet; plus récemment, nous avons décidé que la bouture apicale aurait le numéro le plus petit. Dans chaque série mentionnée, nous indiquons la place basale ou apicale du numéro le plus petit.

* * *

Le plus souvent, on attend une semaine après la préparation des boutures avant de les traiter; ceci afin de s'assurer qu'elles n'ont plus de racines préformées qui, après 7 jours, devraient être apparues.

Au moment où les boutures sont greffées ou traitées d'agar, elles

sont placées sous une cloche de verre pour éviter la dessiccation. Ce traitement n'a pas d'influence sur la formation de racines, comme le tableau I nous le montre.

TABLEAU I.

Nombre de racines par bouture:					
après: . . .					
	7	14	22 jours		
sous cloche . . .	0.6	1.6	3.6		
en plein air . . .	0.5	2.2	2.8		

DISCUSSION DE LA VALEUR DES RÉSULTATS.

Si les résultats sont communiqués d'une manière peu concise, il faut en accuser le matériel, qui est très variable et au sujet duquel il faut donner beaucoup de détails. Dans la plupart des cas, des tableaux indiquent le nombre de racines sur chaque bouture individuellement. Cela permet au lecteur le contrôle des boutures.

Souvent, l'interprétation des résultats nous a donné beaucoup de peine à cause de variations incompréhensibles dans les différentes parties des branches. C'est pourquoi, la profusion de détails donnés nous a paru nécessaire: elle aidera ceux qui voudraient répéter ces expériences. Pourtant les expériences les moins démonstratives (qui ont été refaites à un autre moment avec plus de succès) ne sont pas publiées. Il faut encore ajouter que nous n'avons pas obtenu de résultats opposés à ceux mentionnés; mais seulement beaucoup de résultats négatifs, c'est-à-dire des résultats où les contrôles ont formé autant de racines que les boutures traitées.

Dans certains cas, nous avons calculé l'erreur moyenne sur boutures traitées de la même façon, afin de démontrer, que les différences obtenues étaient significatives en sens mathématique.

Mais, parfois les variations dans les différentes parties de la branche ont été périodiques de sorte que, alors, l'erreur moyenne devenait trop grande. Il faut niveler ces variations avant de calculer l'erreur moyenne.

IV. EXPÉRIENCES PRÉLIMINAIRES.

A. BOUTURES AVEC FEUILLES ET BOURGEONS.

Les premières expériences (du 4 au 14 mai 1928) ont comme but de préciser l'influence des feuilles et des bourgeons sur la formation

de racines. Après 10 jours se sont formées sur les boutures avec feuilles et bourgeons: 30 et 33 racines.

Avec feuilles et sans bourgeons (feuilles encore très jeunes): 3 racines, sans feuille et avec bourgeons: 4, 7, 8 et 10 racines, sans feuille et sans bourgeon: 2 racines faibles.

Ces racines sont principalement formées tout près de la coupure basale et sont des néoformations.

La conclusion est évidente: **les feuilles et les bourgeons stimulent tous les deux la néoformation de racines sur boutures (66)**

Cette conclusion est confirmée parfaitement par les observations de R. BOUILLENNE et BELTCHEVA (1932, 15^{bis}) faites en 1930 sur *Cacalia articulata* (1) (4). — Pourtant, il existe une différence dans l'action des feuilles et celle des bourgeons: les feuilles agissent à la longue et après un mois et demi, le nombre de racines formées augmente de 3 à 20 ou 50; tandis que l'action des bourgeons est limitée. Au moment où les premières feuilles des bourgeons deviennent matures, le nombre de racines augmente de nouveau. Si on coupe les racines d'une bouture avec feuilles 20 jours après le commencement de l'expérience, beaucoup de nouvelles racines sont formées 10 jours après. Si les feuilles sont coupées et les bourgeons laissés, il n'y a plus régénération de racines qu'après la formation de pousses foliolées sur la bouture. La conclusion est la même que celle que BOUILLENNE et nous-même avons tirée des expériences de VAN DER LEK (1924, 142): **le facteur formateur de racines est présent dans les bourgeons mais n'y est pas formé. Ce sont seulement les feuilles qui le forment et il s'accumule dans les bourgeons (67)**

B. INFLUENCE DE L'ÂGE DES FEUILLES SUR LA FORMATION DE RHIZOCALINE.

L'influence de l'âge des feuilles sur la formation de racines est importante à mettre en évidence. La méthode la plus simple est de couper une longue branche en morceaux, tour à tour, avec et sans feuilles, en enlevant tous les bourgeons axillaires. Le 15 mai 1928, nous avons découpé une branche en 9 morceaux, numérotés de 1 à 9, 1 étant la partie basale, 9 le sommet: les feuilles sont coupées aux nombres impairs; les nombres pairs possèdent encore chacun une feuille.

TABLEAU II.

N ^o des boutures :	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Nombre {	25 — 5 — '28:	0	0	0	0	3	0	0	0	
de {	29 — 5 — '28:	0	0	0	10	0	5	0	0	
racines {	3 — 7 — '28:	6	20	3	?	3	25	?	0	0

Les racines formées sur les segments sans feuilles sont minces et moins vigoureuses que celles apparues sur les numéros 2 et 6: celles-ci sont ramifiées, saines et vigoureuses. La feuille la plus jeune n'a pas provoqué de racines sur le segment (8) ce qu'on pourrait expliquer par un manque de formation du facteur spécial. Pourtant cette conclusion ne s'impose pas seule, parce que non seulement la feuille est plus jeune, mais aussi la branche qui y est attachée. Comme nous avons remarqué plus haut, les segments de la partie jeune de la branche perdent leurs réserves plus vite que les plus vieux, dans lesquels la circulation semble ralentie (voir également pour *Bryophyllum* BOUILLENNE (4) et (5); de plus, BOUILLENNE (1932, 44 et 47) a démontré que les sucres peuvent agir comme facteur limite dans la formation des racines s'ils sont présents en trop petites quantités.

Voici une autre expérience plus démonstrative:

Sur une série de boutures, privées le 13.XI.1931 de leurs feuilles et bourgeons et coupées le 21.XI, le 27.XI des feuilles sont greffées (n° 8 fragment apical). D'après cette expérience, toutes les boutures manifestent à peu près la même faculté de former des racines et le nombre formé peut donc être considéré comme donnant une mesure de la quantité de rhizocaline transportée des feuilles. Malheureusement, beaucoup de feuilles se sont desséchées à cause d'une transpiration excessive; ce danger est surtout réel pendant les premiers jours après le greffage, quand il n'y a pas encore de jonction entre les vaisseaux de la branche et de la feuille. Ont péri surtout les vieilles feuilles; les jeunes résistent mieux à la sécheresse, non seulement dans le cas de greffe mais aussi sur la plante.

La greffe se fait comme suit: de la partie apicale d'une bouture, on enlève un peu de liber jusqu'au phloème jeune, le pétiole de la feuille étant coupé obliquement pour que la surface de la section soit assez grande. Les deux coupures pressées l'une contre l'autre sont nouées avec une ficelle. Douze jours après on enlève les ficelles; en général, la soudure a pris. La formation de racines se fait comme suit (tableau III):

TABLEAU III.

Numéro de la bouture	Position sur la tige de la feuille greffée	Nombre de jours après greffage						Résultat de la greffe
		6	10	12	14	17	19	
8	0	0	0	0	0	0	0	
9	septième feuille	1	2	3	5	6	11	feuille soudée et fraîche
10	feuille la plus jeune avec bourgeon	0	0	1	5	5	5	feuille et bourgeons desséchés
11	0	0	0	1	1	1	1	
12	inflorescence	0	0	0	0	0	0	feuille desséchée
13	cinquième feuille	0	3	5	8	11	14	feuille soudée et fraîche
14	0	0	0	0	0	1	2	
15	quatrième feuille	0	1	1	2	3	4	feuille pas soudée
16	troisième feuille	0	2	5	7	9	13	feuille soudée et fraîche
17	0	0	1	1	1	1	1	
18	deuxième feuille	0	0	0	0	0	0	feuille soudée et fraîche
19	0	0	0	0	0	0	0	

Toutes les feuilles sont coupées d'une seule branche: la feuille n° 1 la plus jeune, n° 25 la plus vieille.

Comme dans l'expérience précédente, il faut ajouter que les racines formées sur bouture avec feuille greffée deviennent abondamment ramifiées, les autres racines restent minces et courtes. Les contrôles n'ont fait que 0, 1, 2, 1 et 0 racines: nous pouvons considérer le matériel uniforme et incapable de former de lui-même des racines nombreuses. Les feuilles produisent donc beaucoup de rhizocaline et continuent cette production régulièrement: le nombre de racines augmente de jour en jour.

La feuille la plus jeune, longueur 3 cm., avec un morceau de tige

et le bourgeon apical, est morte après quelques jours. Pourtant 5 petites racines se forment; mais, après leur apparition, ne poussent plus.

La deuxième feuille, développée incomplètement (longueur 6 cm. au début, après 20 jours, 10 cm.) et greffée sur morceau de tige ne donne lieu à aucune racine bien que la soudure ait réussi. Après 25 jours, 3 racines se sont formées et trois mois après une touffe de racines longues et ramifiées naissent à la surface basale de la bouture (voir Photo 7).

Les feuilles suivantes, de la troisième à la sixième, restent vivantes; malheureusement la quatrième ne se soude pas et ne produit que 4 racines courtes et minces. Les autres, d'une longueur de 14 cm. donnent lieu à 11, 13 et 14 racines abondamment ramifiées et vigoureuses, mais anormalement épaisses, comme s'il y avait un excès de substance de croissance produisant un gonflement des racines (CHOLODNY, 1931, 25). Après la mort de la feuille greffée, les racines continuent à pousser normalement sans gonflement: l'élargissement n'est donc pas pathologique, il est seulement causé par l'action de la feuille vivante. Les feuilles 8, 11, 15, 18, 21, 22, 23, 24 et 25 desséchées après 2 jours, ne donnent aucune racine, (sauf les numéros 24 et 25: feuilles les plus vieilles). Elles produisent 5 et 7 racines minces, tandis que les contrôles n'ont que 3 et 1 racines. On pourrait expliquer ce fait en le comparant avec l'épuisement des feuilles jaunissantes en automne: peu de temps avant la mort, il y a une décharge et un transport excessifs de substances nutritives et azotées. Peut-être ces deux feuilles ont-elles pu, grâce à cette translocation du dernier moment stimuler la formation de racines sur les boutures. Cet écoulement fut tellement petit chez les autres feuilles placées au-dessus de ces deux dernières qu'il n'a pas donné lieu à une néoformation racinaire.

Sur deux boutures, on a greffé des tiges, avec une feuille adulte et les bourgeons. Toutes deux forment beaucoup de racines (13 et 16), les contrôles 1 et 0. L'une des tiges a formé plus de 20 racines sur la soudure, l'autre, plus jeune, pas.

La conclusion est, que **les feuilles continuellement produisent, tant qu'elles sont vivantes et pas trop jeunes, une quantité limitée de rhizocaline** (68)

Peut-être les feuilles mourantes, trop âgées, ont un écoulement considérable de rhizocaline (69)

Le résultat (68) est une confirmation du phénomène observé par mon père, que chez *Bryophyllum*, les feuilles les plus jeunes ne pro-

duisent pas de racines sur tiges, tandis que les adultes en provoquent (F. A. F. C. WENT, 1930, 164). BOUILLENNE (1932) a également étudié la néoformation dans *Bryophyllum*, mais ne s'est pas occupé des feuilles tout-à-fait jeunes du sommet. Il est arrivé à quelques conclusions (3, 4, 5 et 6) auxquelles nous renvoyons le lecteur.

Le même résultat a été obtenu avec une série de boutures coupées le 17.XI.1928 d'une branche, défoliolées le 28.10 et le 22.XI, divisées en trois groupes: (a) intacts, sur (b) greffe d'une feuille d'*Acalypha*; sur (c) greffe d'une feuille de *Papaya*.

Le tableau IV nous donne les résultats.

TABLEAU IV.

Racines par Bouture, formées:	Du 28—XI au 5—XII		Du 5—XII au 11X—II		Total
(a) contrôles	0 2 0 0	0.5	0 0 0 0	0.0	0.5
(b) feuille d' <i>Acalypha</i>	0 4 0 1 1	1.2	11 6 0 6 5	5.6	6.8
(c) feuille de <i>Papaya</i>	0 0 0 0 0	0.0	0 0 2 0 0	0.4	0.4

Les racines sur (b) se forment toutes après deux semaines sous les feuilles greffées, c'est-à-dire quand les faisceaux libéro-ligneux des individus se soudent directement. Avant la formation de cette soudure le nombre de racines reste petit; après, le nombre augmente rapidement. Les feuilles de *Papaya* sont mortes après quelques jours et n'ont pas provoqué de racines du tout.

C. ECOULEMENT DE RHIZOCALINE DANS LES BRANCHES.

Nous avons déjà fait remarquer que les boutures dont on a supprimé feuilles et bourgeons forment très peu de racines (66). Pourtant, elles ne sont jamais sans racines du tout. Si l'on veut rechercher l'action de différents facteurs sur la formation de racines, il est très important d'avoir un matériel dont les contrôles ne forment pas de racines ou le moins possible.

Une autre question brûlante est l'influence de la tige sur la faculté de néoformation des racines. Est-ce que les racines sont formées par un reste de rhizocaline en voie de translocation des feuilles vers les racines à travers la tige ou bien est-ce que celle-ci peut produire, en quantité, de ces substances formatrices de racines?

Sur les boutures ordinaires, on observe généralement que les racines sont formées pendant la deuxième semaine après la coupure; ensuite, le nombre reste le même pendant longtemps. C'est seulement après un mois que le nombre commence à augmenter lentement et cette augmentation doit être attribuée à une formation de rhizocaline dans les boutures elles-mêmes. La preuve de cette supposition est donnée par l'expérience suivante.

En partant du fait que la substance de croissance disparaît des parties en voie de croissance quand sa formation a cessé (WENT, 1928, 162; DOLK, 1929, 39), j'ai été amené à rechercher si les substances formatrices de racines disparaissent également des branches dont les feuilles et les bourgeons ont été supprimés. Si ces branches sont coupées de la plante et mises dans l'eau, la substance présente se manifeste, constituant des racines nouvelles, parce qu'elle ne peut pas disparaître. Mais si la branche reste sur l'arbuste la rhizocaline est transportée vers les racines. Pour démontrer cela, j'ai coupé les feuilles et bourgeons d'une branche fourchue, aux deux rameaux comparables. Une partie est coupée tout de suite de la plante, et mise dans l'eau, l'autre partie reste encore 9 jours attachée sur la plante. Alors, les deux parties sont coupées en boutures.

TABLEAU V. .

	Nombre de boutures	Nombre de racines formées par bouture	
		après 7 jours	après 10 jours
Branche restée sur la plante	14	0.29	0.36 ± 0.13
„ coupée de „ „	16	1.06	1.63 ± 0.43

La différence entre le nombre de racines dans les deux lots de boutures, 10 jours après le commencement, est $1.63 - 0.36 = 1.27 \pm 0.44$; c'est-à-dire à peu près du simple au triple, ce qui pour nous est significatif.

En conséquence, tout le matériel qui a servi aux expériences suivantes a été défolié 5 à 7 jours auparavant, en laissant les branches sur la plante. L'expérience sur quelques milliers de boutures nous a appris que le vidage de rhizocaline se passe en ce temps là et qu'après, le nombre de racines formées est très petit.

Seulement, cette constatation n'est vraie que pendant la saison sèche,

de Mai jusqu'en Octobre. Pendant la saison des pluies, il est impossible d'obtenir des boutures de contrôle sans racines. Parfois, comme en 1928, la saison favorable a duré jusqu'en Décembre, mais en 1931, Octobre fut déjà défavorable. Il n'y a qu'une exception que j'ai remarquée en classant mes notes: c'est l'expérience commencée le 8. 3. 29. En ce cas, les boutures de contrôle ne forment pas de racines, mais la branche dont elles sont coupées est défoliolée 16 jours en avance. Le vidage de rhizocaline s'est donc effectué, mais en trois fois le temps normal. Quels que soient les avantages d'*Acalypha* pour les expériences de néoformation raculaire, cette dépendance vis-à-vis du temps est intolérable pour des travaux continus et il faudra rechercher un objet plus favorable qu'*Acalypha*.

Les conclusions des expériences précédentes sont: **dans chaque branche vivante, se trouve une quantité limitée de rhizocaline, laquelle provoque la formation de quelques racines sur boutures sans feuilles et bourgeons (70)** (voir BOUILLENNE, 1932, 3). Si la formation de rhizocaline a cessé par suppression des feuilles, **la rhizocaline présente dans la branche est transportée vers les racines et disparaît de la branche en contact organique avec la plante (71)**

Le transport de rhizocaline n'a pas lieu ou est amoindri chez les branches coupées et en temps pluvieux (72)

La conclusion (72) ne nous étonnera pas, car nous savons que les phénomènes de polarité ne se manifestent que quand une branche est coupée, c'est-à-dire lorsque les substances formatrices de racines ne peuvent plus disparaître et se réalisent en néoformations radiculaires.

De plus, cette conclusion, à notre avis, est extrêmement importante, parce qu'elle montre que les boutures ne perdent par leur rhizocaline. Si nous réussissions à introduire de la rhizocaline dans une bouture il y aurait néoformation de racines, de telle sorte que les boutures seraient des indicateurs de rhizocaline.

Mais comme on n'est jamais assuré que les boutures n'en contiennent plus au début, chaque expérience doit comporter un nombre suffisant de contrôles.

J'ai déjà remarqué plus haut, que les boutures contiennent assez de réserves de carbohydrates pour que l'action de la rhizocaline se manifeste. Il y a encore beaucoup de glucides (amidon) lorsque les boutures ont été privées de rhizocaline par transport vers les racines.

Le transport de la rhizocaline et celui des carbohydrates sont tout à fait indépendants l'un de l'autre et doivent être effectués par des principes différents (73)

Le fait qu'en temps pluvieux le transport de rhizocaline est diminué (72) expliquera peut-être la formation de racines sur des organes qui normalement n'en font pas, mais qui dans l'air humide en sont couverts (pour *Ajuga* et *Glechoma*, voir KLEBS, 1904, (79), pour tant d'autres cas, voir BOUILLENNE et WENT, 1932, p. 139, 150).

D. ACTION DE LA RHIZOCALINE SUR LES RACINES.

Une autre observation est importante pour l'utilisation des boutures comme indicateurs de rhizocaline. Lorsque celles-ci possèdent déjà une racine vigoureuse au moment où l'on applique la rhizocaline (par exemple un germe préformé de racine se développant), le plus souvent il n'y a plus d'augmentation dans le nombre de racines (voir les considérations p. 111); mais on observe une abondante ramification de celle-ci. Nous n'avons pas recueilli de chiffres pour prouver cette observation, parce que d'une part toutes les racines présentes étaient coupées au moment de l'application de la rhizocaline et que d'autre part R. BOUILLENNE a pu mettre ce rapport en évidence chez *Impatiens Balsamina*. (13)

Pourtant, d'après toutes ces observations très probablement la rhizocaline n'agit pas seulement sur les tiges, mais induit aussi la formation de racines sur racines (74)

Une étude prochaine doit prouver cette conclusion et examiner la question, si le nombre de racines latérales est une mesure pour la quantité de rhizocaline. Nous n'avons pas encore osé introduire ce criterium et pourtant il y aurait peut-être des raisons: les calculs suivants montrent la probabilité de l'assertion précédente.

Une série de boutures a été traitée de 7 manières différentes. Si ces boutures sont classées selon leur traitement, nous obtenons 7 groupes, que l'on peut ranger d'après le nombre de racines formées, comme au tableau VI. Dans la deuxième colonne figure le nombre moyen de racines latérales formées sur ces racines.

Un seul cas excepté, il y a une corrélation évidente entre la néoformation de racines sur les boutures et le nombre de racines latérales sur les racines déjà formées (75)
(voir BOUILLENNE (13)).

TABLEAU VI.

Nombre de racines par Bouture	Nombre de racines latérales par Bouture
5.1	5.9
3.1	7.2
3.1	5.0
3.0	0
2.2	3.1
2.0	1.4
1.0	1.1

L'analyse subséquente montre que cette corrélation est assez compliquée. Si les boutures individuelles sont groupées selon le nombre de racines, nous obtenons (tableau VII):

TABLEAU VII.

Racines par Bouture	Nombre de racines latérales
1 et 2	1.1 ± 0.7
3 et 4	3.0 ± 2.1
5 et 6	4.9 ± 1.8
7 et 8	10.0 ± 5
9, 11, 12 et 13	4.2 ± 3
20 et 22	0.0

Donc, s'il y a peu de racines formées, quelle que soit la cause, les racines portent peu de racines latérales; des racines nombreuses, racines latérales abondantes. En général ce n'est que sur les 2 ou 3 plus vieilles racines que les latérales ont poussé. Il y a donc aussi une augmentation en nombre absolu de racines latérales par racine. Il est très curieux de constater qu'il y a une certaine proportion jusqu'à 8 racines par bouture et qu'après l'inverse se produit. Comme interprétation de ce fait, je propose, en rapport avec (75), l'explication suivante: la rhizocaline présente dans une bouture, peut provoquer la formation d'un certain nombre de racines. Si ce nombre n'est pas réalisé à cause d'une accumulation trop lente, le reste de la rhizocaline disparaît dans les racines (voir aussi p. 111) et là provoque la for-

mation de racines latérales. Donc, en général, il y aurait une relation constante entre rhizocaline présente, nombre de racines formées et quantité de rhizocaline restante dans les boutures, qui s'accumulerait dans les racines. Si cette relation n'existe pas et que toute la rhizocaline est utilisée pour la formation de racines (qui apparaissent alors en nombre excessif), il n'y aura pas de racines latérales. Les racines ont alors une longueur égale; elles sont toutes formées à peu près au même moment avec une marge de 4 à 5 jours.

En général, les racines les plus vieilles portent des racines latérales (voir BOUILLENNE, (9)). Dans le tableau VIII, les boutures sont rangées selon le moment d'apparition de la première racine; et pour chaque groupe le nombre moyen de racines latérales est indiqué.

TABLEAU VIII.

Premières racines formées le	5 juin	6 juin	7 juin	8-9 juin	10-11 juin	13-17 juin	
Racines latérales. . .	10.7	5.8	2.7	1.7	0.6	0.3	
Pas de racines latérales sur	25 ⁰ / ₀	50 ⁰ / ₀	50 ⁰ / ₀	40 ⁰ / ₀	70 ⁰ / ₀	70 ⁰ / ₀	des Boutures

Dans ce tableau les chiffres en pour cent donnent le nombre des boutures sur lesquelles des racines latérales ne se sont pas formées.

Quoique le pouvoir de former des racines latérales augmente avec l'âge des racines, les différences que nous observons ici doivent être attribuées à d'autres causes encore.

E. RHIZOCALINE OU RÉSERVES EN CARBOHYDRATES.

Il nous faut encore la preuve directe que la rhizocaline dans *Acalypha* n'a rien à faire avec les réserves en carbohydrates premièrement parce que BOUILLENNE a réussi à démontrer dans *Balsamina* que les sucres agissent comme facteur limitant dans la production de racines sur hypocotyles de Balsamine; et deuxièmement parce qu'on trouve dans la littérature quelques cas d'une corrélation entre contenu en sucres et nombre de racines formées, comme chez les tomates (KUPFER, 1907, 85, REID, 1924, 109).

Une série de 62 boutures est préparée le 9 Septembre 1931. Pour examiner le pouvoir des boutures de former des racines, la moitié est

traîtée avec un extrait de son de riz, ce qui provoque la formation de racines comme nous verrons plus tard, un quart est traité avec l'agar pur et un quart avec agar contenant 4⁰/₀ glucose et 4⁰/₀ saccharose. Les boutures de la partie apicale des branches ne réagissent pas avec le son de riz. C'est pour cela qu'elles ne sont pas comprises dans la moyenne.

TABLEAU IX.

	Nombre de boutures	Jours après commencement			
		7	11	14	25
Extrait de son de riz.	16	0.5	1.7	2.0	2.1
Glucose et saccharose	8	0.0	0.1	0.1	0.1
Agar pur	6	0.0	0.0	0.0	0.0

Le nombre moyen de racines par bouture (tableau IX) démontre nettement, comment, de 7 à 11 jours après le commencement de l'expérience, la plupart des racines se montrent par le traitement avec le son de riz; il n'y a que 4 boutures qui n'ont pas réagi après 14 jours, les autres avaient 1, 2, 3, 5, 6 ou 7 racines. En ayant ces chiffres devant les yeux, il est évident que le sucre n'a aucune influence sur les boutures, une seule forme une racine; toutes les autres, comme les contrôles, n'ont pas de racines.

Cette expérience démontre d'une manière directe et nette que **chez Acalypha le sucre n'est pas un facteur limitant la formation de racines, car les tiges sont remplies d'amidon et de sucres (76)**

De plus, comme l'extrait de son se compose pour la plus grande partie de sucres et de quelques autres éléments, il devient très vraisemblable que son action ne provient pas de ses portions de carbohydrates.

V. EXTRACTION DE LA RHIZOCALINE DE FEUILLES ET BOURGEONS.

a) Considérations générales.

Nous savons maintenant que la rhizocaline peut s'accumuler dans les graines (BOUILLENNE, 41), dans les feuilles et les bourgeons (WENT 81 et 82).

Après avoir démontré la présence de ce corps par des expériences préliminaires, il importe d'étudier sa nature et ses propriétés.

Dans un précédent travail sur les substances de croissance (WENT 1926—1928, 162), nous en avons étudié quelques propriétés (résistance à la lumière, à la chaleur, poids moléculaire 300—400, mode de transport et d'action). Cette substance de croissance étant la mieux connue parmi les substances de corrélation chez les plantes (phyto-hormones, d'après KOGL; calines d'après BOUILLENNE & WENT). Il est logique de voir si la rhizocaline ne se comporte pas comme la substance de croissance.

On peut alors:

- 1) supposer que la rhizocaline ne peut pas être extraite des organes dans lesquels elle se forme (in casu, les feuilles) en écrasant celles-ci puisque la substance de croissance ne se manifeste plus dans le jus de pressurage des sommets de coléoptile.
- 2) recueillir la rhizocaline à mesure qu'elle apparaît dans les feuilles.
- 3) extraire la rhizocaline des organes de réserve qui la contiennent comme la substance de croissance en quantités considérables dans les graines ou leurs extraits (diastase).

Le premier point a été confirmé par une expérience (page 106).

b) Extraction de feuilles d'*Acalypha*.

Le deuxième point marque les premiers succès. La substance de croissance était isolée en plaçant les sommets de coléoptile pendant quelque temps sur une plaque mince d'agar: la concentration de la substance diffusant des sommets augmente en proportion avec le temps jusqu'à une certaine concentration (DU BUY 1930, 40bis, VAN DER WEY 1931, 142bis).

J'ai essayé la même méthode avec *Acalypha*. Un paquet de feuilles coupées est placé avec les pétioles dans un godet avec un peu d'eau et l'ensemble est couvert d'une cloche de verre recouverte de papier à filtrer humide; de telle sorte que les substances diffusant dans l'eau ne disparaissent plus dans les vaisseaux des feuilles transpirantes.

Quand on prend de branches feuillues, il n'est guère possible d'en obtenir la rhizocaline, parce que celle-ci ne sort pas des branches matures (72) et provoque l'apparition de racines.

Dans ma note préliminaire (WENT 1929, 163) j'avais indiqué que les feuilles d'*Acalypha* isolées ne s'enracinent pas. Ce n'est pas exact, comme GRAHAM and STEWART (1931, 52) et HAGEMAN, (1931, 62bis) l'ont

démontré, et comme j'ai pu m'en convaincre moi-même. Pourtant, je pense que l'exosmose de la rhizocaline des pétioles est plus grande que celle des branches matures, puisque la plupart des feuilles meurent avant la formation de racines: l'eau dans laquelle les pétioles sont placés est colorée par les exsudats.

Il y a encore d'autres possibilités; j'ai utilisé cette explication uniquement comme principe heuristique et je ne l'ai pas étudié plus à fond.

J'avais éprouvé la labilité de la substance de croissance en face des bactéries et pour éviter les insuccès antérieurs, j'ai travaillé en milieu aussi stérile que possible.

Chaque jour l'eau est renouvelée et l'eau traitée recueillie et bouillie pendant une minute.

La première expérience est exécutée comme suit: d'une branche d'*Alcalypha* on coupe les feuilles le 20.7.1928 — le 25.7, la branche morcelée en 13 segments d'une longueur d'à peu près 10 cm. Sur les segments marqués (a) un sommet de tige avec 3 feuilles est greffé, de (b) et (c) l'écorce de la partie apicale est enveloppée de sorte que le liber est dénudé. Sur (b), on place un morceau d'agar mélangé avec l'eau provenant des pétioles de feuilles (concentrée à l'ébullition à pression réduite), voir Tableau X et Photo 8).

Le résultat est évident (voir aussi Photo 7 prise le 13.8): les greffes réussies forment beaucoup de racines pendant longtemps (quelques semaines après elles en ont 23 et 16), une est morte et une quatrième est malheureusement greffée à l'envers.

Nous verrons plus loin (p. 126) que les racines ne se développent pas en ce cas.

Dans chacun des autres groupes (b) et (c) une bouture ne compte pas, parce qu'elle a formé des racines dès le 6ème jour après le traitement, alors que les contrôles n'ont aucune racine et que chacune des boutures du groupe (b) ont une racine seulement. Après quelques semaines, la proportion est: (b) 5.7 racines par bouture, (c) 3.0 racines.

En somme, **les feuilles d'*Acalypha*, mises avec leurs pétioles dans l'eau, y cèdent des substances qui provoquent la formation de racines (77)**

c. EXTRACTION DE FEUILLES DE *CARICA PAPAYA*.

L'expérience suivante vérifie ce résultat et précise l'influence de la rhizocaline des feuilles d'autres espèces de plantes. La substance

TABLEAU X.

Numéro des Boutures.	Traitement		Nombre de racines au					
	25-7	28-7	3-8	7-8	10-8	13-8	16-8	
13		c						
14	a				1	2	5	
15		b				1	1	
16		c						
17	a							mort
18		b	1	1	1	3	3	
21	a					3	7	
22		c						
23		b				1	1	
24		c	3	3	3	4	4	
25	a							bouture inversée
26		b					1	
27		c						

de croissance n'étant pas spécifique du tout, on peut supposer que l'autre phytohormone ne l'est pas non plus.

On prépare une série de boutures le 17. VIII. 1928 d'une branche défoliolée le 10. VIII. Le 20. VIII, on les traite avec de l'eau: il y a 5 groupes de plantes. Le premier (a) reçoit en greffe des bourgeons d'*Acalypha*. Comme les greffes ne réussissent pas, le nombre de racines formées est à peu près le même que celui du groupe (b) contrôle traité avec plaques d'agar pur. J'ai combiné les groupes (a) et (b) pour calculer la moyenne des plantes non traitées avec rhizocaline. Les groupes (c) et (d) sont traités par de l'agar mélangé avec l'eau de 10 feuilles très grandes d'*Acalypha* (c) ou de 10 feuilles de grandeur moyenne de la même espèce (d). Enfin, le dernier groupe (e) est muni d'agar contenant les diffusats d'une large feuille de *Carica Papaya*. Les feuilles de *Carica* ne s'enracinent pas en les mettant avec leur pétiole dans l'eau, mais pourrissent assez vite. Donc on pourrait supposer que les feuilles de *Carica* cèdent plus de rhizocaline à l'eau que celles d'*Acalypha*.

On numérote les boutures de 101 (base) à 125 (sommet) (a): 103, 106, 110, 113, 116, 119 et 122 dont les numéros 103 et 116 ne comptent pas parce qu'un bourgeon s'est développé sur le segment et a provoqué 5 à 8 racines,

(b): 101, 108, 115 et 124 (contrôles)

(c): 102, 109, 114, 120 et 125 (extrait de feuilles d'*Acalypha*)

(d): 104, 107, 111, 117 et 121 (extrait de feuilles d'*Acalypha*)

(e): 105, 112, 118 et 123 (extrait de feuilles de *Carica*)

TABLEAU XI.

Groupe	30—VIII—'28		1—IX—'28		6—IX—'28	
a	3, 2, 1, 0, 0	1.2	3, 2, 1, 0, 0	1.2	3, 3, 1, 1, 0	1.6
b	3, 1, 0, 0	1.0	3, 1, 0, 0	1.0	3, 2, 0, 0	1.2
contrôles a + b		1.1 ± 0.4		1.1		1.4 ± 0.45
c	6, 2, 1, 1, 0	2.0	6, 2, 1, 1, 0	2.0	6, 3, 2, 1, 0	2.4
d	3, 2, 2, 2, 1	2.0	4, 3, 2, 2, 1	2.4	5, 3, 3, 2, 1	2.8
<i>Acalypha</i> c + d		2.0 ± 0.5		2.2		2.6 ± 0.6
<i>Carica</i> e	10, 5, 4, 3	5.5	11, 5, 4, 4	6.0	11, 8, 5, 5	7.2 ± 1.4

La première colonne (tableau XI) sous chaque date, nous donne le nombre de racines sur chaque segment; la deuxième nous donne la moyenne par segment.

En comparant (c) + (d) avec (a) + (b), nous remarquons une différence d'à peu près une racine par bouture, la même différence que dans l'expérience précédente. Bien que la différence ne soit pas certaine en valeur mathématique, il semble pourtant très probable que l'action du diffusat des feuilles se démontre dans ces chiffres, aussi parce que le pouvoir d'enracinement est à peu près le même en (c) et (d) et diffère des contrôles (a) et (b), qui sont aussi mutuellement comparables.

L'action de la feuille du Papayer est plus prononcée: la différence en nombre de racines entre (e) et (a) + (b), 5.8 ± 1.5 est significative et nous permet la conclusion, **que la feuille de *Carica Papaya* produit de la rhizocaline (78)**

La rhizocaline tout comme l'auxine n'est pas spécifique . (79) elle est produite par des plantes différentes et peut y manifester indifféremment son action. Une expérience avec le jus des feuilles de *Papaya* écrasées montre l'inactivité de l'extrait ainsi obtenu.

d) Greffe de feuilles et bourgeons d'autres plantes sur *Acalypha*.

Pour confirmer cette conclusion (79) j'ai greffé des tiges avec quelques feuilles de plusieurs plantes différentes sur des boutures d'*Acalypha*.

L'expérience débute le 30. VIII. 1928. Les boutures sont coupées le 28. VIII d'une branche défoliolée le 22. VIII.; le numéro 163 est basal; 163, 168 et 173, les contrôles (a); sur 165, 170 et 175 une pousse d'*Acalypha* est greffée (b); sur 164, 169 et 174, une pousse de *Thea sinensis* est greffée (c); sur 166 et 171 une pousse de *Croton* est greffée (d); et sur 167 et 172, une pousse d'*Erythroxylum* est greffée (e).

TABLEAU XII.

	Nombre de racines par Bouture:		
	11-9	17-9	24-9
a	0.0	0.0	0.0
b	2.3	9.3	15.0
c	0.3	3.0	6.7
d	0.5	4.5	6.5
e	1.0	4.0	6.0

Les greffes (c) sont mortes après 5 à 7 jours, les autres se portent assez bien. Seulement chez (b) une concrescence de greffon et bouture apparaît; mais point chez (c), (d) et (e). La soudure se manifeste par le grand nombre de racines chez (b); pourtant (c), (d) et (e) ont formé des racines en nombre à; peu près égal et tout à fait différent des contrôles qui eux ne montrent aucune racine. Il semble permis de conclure, que les **pousses de Thea, Croton et Erythroxylum produisent toutes de la rhizocaline** (80)

Mais, comme chez ces plantes la rhizocaline doit passer une zone de cellules souvent mortes, on comprend aisément que là où existe une jonction de cellules vivantes et de phloème permettant un transport plus grand comme dans le cas (b) il y ait une meilleure néoformation. Une autre série, commencée le même jour, mais avec une autre espèce d'*Acalypha*, n'a pas eu le même succès, parce que les contrôles ont eux aussi formé des racines (1.7 par segment le 24. IX).

Les greffes d'*Acalypha* ont donné 4.7 racines, celles de *Sambucus javanica* et de *Stachytarpheta gracilis* 4.0 et 3.3 et celles de *Carica Papaya* 0.0. Il faut remarquer que les pousses de cette dernière espèce sont très jeunes et la feuille encore peu développée probablement ne forme pas encore de rhizocaline (68); ce résultat n'est pas en contradiction avec (78). Donc la liste des plantes produisant la rhizocaline

dans leurs feuilles (*Acalypha* (77), *Carica* (78), *Thea*, *Croton* et *Erythroxyllum* (79)), peut être étendue à *Sambucus* et *Stachytarpheta*.

Une autre expérience étudie la présence de rhizocaline dans les bourgeons de différentes espèces de plantes.

Le 17. VIII. 28, une série de boutures est préparée (137 basal) d'une branche défoliolée le 13. VIII. Le 20. VIII; des bourgeons y sont greffés: d'*Eranthemum* sur 140 et 145 (a).

d'une autre espèce d'Acanthacée sur 142, 146 et 151 (b)

d'*Acalypha* sur 132, 143 et 152 (c)

une pousse d'*Acalypha* sur 139, 144 et 154 (d)

et rien du tout sur 137, 141, 149 et 153 (e).

Voici les résultats (Tableau XIII), exprimés en racines par bouture.

TABLEAU XIII.

	1—9	8—9	14—9	20—9
a	0.5	0.5	3.5	9.5
b	0.0	6.0	10.0	11.7
c	0.3	1.0	3.7	5.3
d	0.3	2.7	12.3	15.0
e	0.5	0.7	1.5	2.5

Les bourgeons greffés ont une influence considérable sur la formation de racines, sauf ceux d'*Acalypha*.

Nous avons signalé plus haut le même résultat (Tableau XI): la différence entre (a) et (b): greffes de bourgeons d'*Acalypha* et contrôles est insignifiante. Aucun des bourgeons ne s'est développé; aucune greffe n'a pris sur les boutures. Il est donc normal qu'il n'y ait point formation nouvelle de rhizocaline chez (a), (b) et (c) comme chez (d).

Pourtant (a) et (b) ont formé beaucoup de racines. Il y a seulement une différence d'une semaine entre la libération de la rhizocaline chez bourgeons de (a) et (b). L'expérience ne s'est pas prolongée assez longtemps pour examiner, si les bourgeons stimulent la formation de racines aussi longtemps que les pousses.

BOUILLENNE (1932, 33 et 41) a démontré quantitativement que la rhizocaline est également emmagasinée dans les graines de *Impatiens Balsamina* et qu'elle s'y trouve en quantité limitée.

Comme conclusions de cette expérience, nous disons: **les bourgeons d'*Acalypha* contiennent très peu de rhizocaline (81)**

Les bourgeons des Acanthacées étudiées possèdent une réserve considérable de rhizocaline (82)

Ces conclusions (81) et (82) expliquent pourquoi, parmi le nombre immense des plantes, *Acalypha* est tellement propre aux expériences: il n'y a pas de réserves considérables de rhizocaline dans cette plante; tandis qu'on en trouve beaucoup chez les Acanthacées mentionnées plus haut et chez beaucoup d'autres espèces comme on peut le présumer.

VI. LA RHIZOCALINE DANS LA DIASTASE.

A. ANALYSE GÉNÉRALE.

Il est démontré que les feuilles de différentes plantes produisent de la rhizocaline (77), (78), (80); que des quantités plus ou moins considérables de ces substances sont accumulées dans les bourgeons et libérées indépendamment de ceux-ci (81) et (82).

D'autre part, il est démontré (BOUILLENNE, 41) que les graines en contiennent aussi en réserve pour servir non seulement pendant la première période de la germination, avant la formation des feuilles, mais aussi probablement au cours de la constitution de l'embryon et de la formation du germe de la radicule. Dans les grains germants d'orge, on peut libérer différents constituants, comme les sucres, la substance de croissance (E. SEUBERT 1925, 126bis, G. GORTER 1927, 51bis) et peut-être des substances capables de produire des racines.

Comme exemple, je cite une série de boutures montrant l'action de la diastase; expérience commencée le 12. III. 29. La branche, dont elles sont coupées le 8. III, est défoliolée 16 jours en avant, le 20. III. On en fait trois groupes.

Le premier groupe (a) reste intact; les deuxième (b) et troisième (c.) groupes ont l'écorce enlevée jusqu'au liber sur les 2 cm supérieurs de chaque bouture.

Ensuite, une plaque d'agar est mise sur le phloème comme une manchette. Si l'agar contient des substances actives, elles pourront diffuser vers les cellules conductrices par lesquelles elles seront transportées vers la base de la bouture.

Sur le groupe (b) on place de l'agar pur à $1\frac{1}{2}\%$; ce groupe sera comparé avec (a) pour le cas où l'enlèvement de l'écorce exercerait quelque influence sur la formation de racines. Le groupe (c) est traité avec des plaques d'agar à $1\frac{1}{2}\%$ contenant 5% de diastase (maltine) de Merck. La comparaison de (b) et (c) nous montrera l'action de la diastase.

Les boutures numérotées de 1 (basale) jusqu'à 39 sont partagées en 3 groupes: les numéros 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19, 22, 25, 28, 31, 34 et 37 appartiennent au groupe (a); 2, 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26, 29, 32, 35 et 38 au groupe (b) et le reste forme le groupe (c).

Un mois après l'administration de l'agar, le 12. IV. 29, voici le nombre de racines par bouture:

TABLEAU XIV.

Boutures intactes	(a)	0, 1, 0, 2, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 0, 0, 0;
agar pur	(b)	0, 0, 0, 2, 0, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 0, 0;
agar avec diastase	(c)	5, 10, 6, 2, 0, 1, 2, 2, 2, 2, 0, 0, 0.

Une vue générale des chiffres du tableau XIV nous apprend que la diastase doit contenir la rhizocaline, car en comparant (c) avec (a) et (b) on voit qu'il y a une action indéniable, seulement les boutures apicales de 31 à 39 n'ont pas réagi.

Nous verrons plus tard que c'est une particularité des boutures apicales; nous les négligerons en calculant la moyenne. C'est pour (a) 0,5, (b) 0,4 et (c) 3,2 racines par bouture pour les numéros 1—30. Donc (a) et (b) ne démontrent pas de différence; **l'enlèvement de l'écorce et l'agar pur n'ont aucune influence sur la formation de racines (83)**

Pourtant l'action de la diastase est encore plus prononcée. Si nous notons le nombre de racines formées par bouture pendant la période du 21. III. jusqu'au 30. III., c'est-à-dire la période dans laquelle la présence de la rhizocaline dans l'agar se manifeste (9—18 jours après l'administration de l'agar) nous obtenons les chiffres suivants:

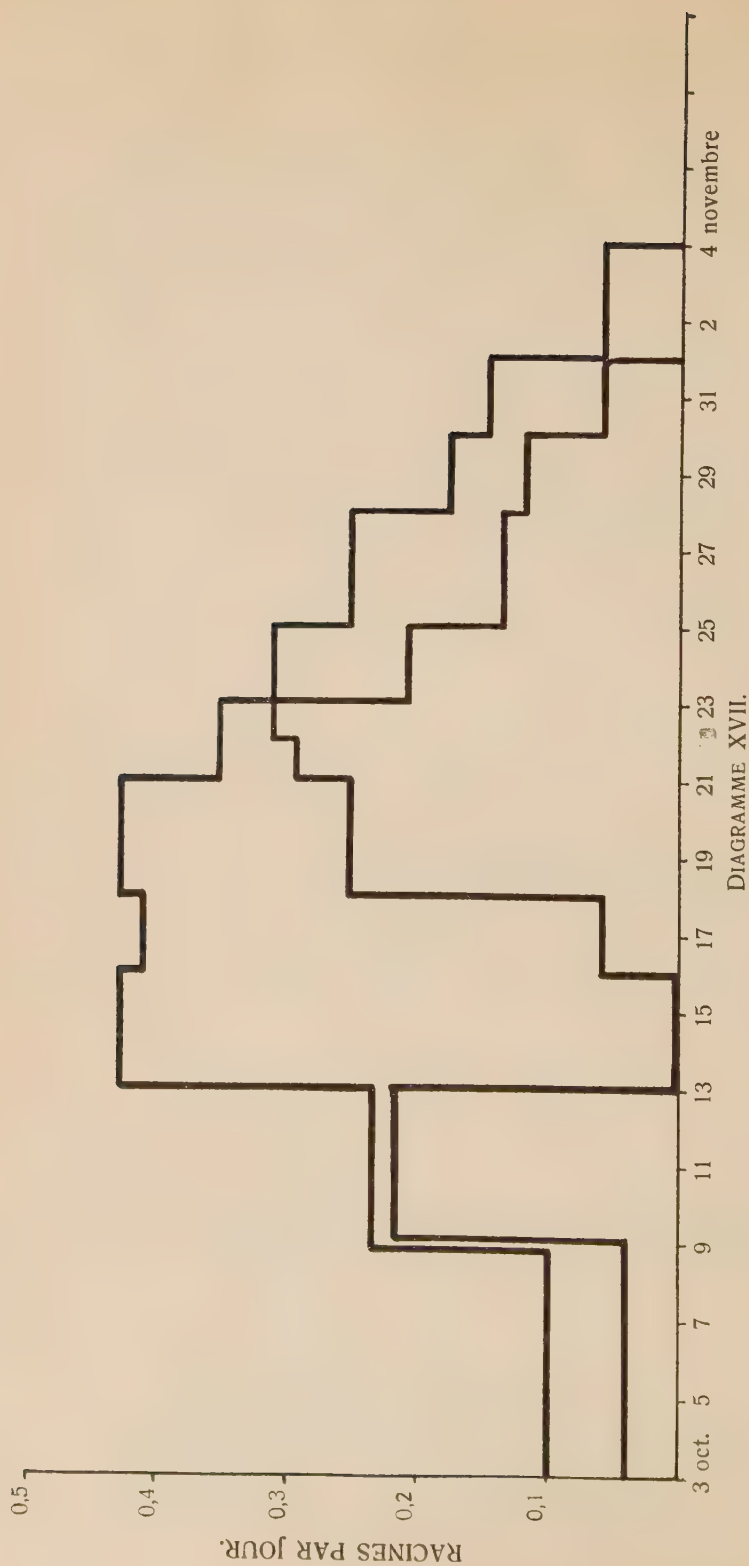
TABLEAU XV.

(a) 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0	} moyenne	{	0.0
(b) 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0			0.0
(c) 4, 7, 4, 1, 0, 1, 2, 2, 2, 2			2.5 ± 0.6

Donc l'action de la diastase est indiscutable, aussi au sens mathématique et nous concluons que **la diastase contient de la rhizocaline (84)**

B. ACTION DE LA RHIZOCALINE SUR DES BOUTURES QUI EN CONTIENNENT DÉJÀ.

L'analyse d'une série de boutures traitées avec diastase, dans laquelle les teneurs n'ont pas été impeccables (ils ont formé maintes racines)



pourra néanmoins révéler quelque chose. On coupe en boutures le 30. X. 1929 des branches défoliolées le 25. IX.— Le même jour, agar pur (a) ou agar avec 10⁰/₀ de diastase (b) sont placés sur les boutures.

Du 3 jusqu'au 13, toutes les racines sont supprimées dès leur apparition: en (a): 0.68 racines et en (b) 0.96 racines par segment. Du 13/21 apparaissent en néoformation:

$$\left. \begin{array}{l} \text{sur (a) } 0.84 \pm 0.45 \text{ racines} \\ \text{sur (b) } 3.41 \pm 0.85 \text{ racines} \end{array} \right\} \text{différence } 2.57 \pm 0.95.$$

Ces nombres s'augmentent de 1.1 racines en (a) et de 1.8 en (b) du 21—25; du 25/30 de 1.1 en (a) et de 1.0 en (b) par bouture; enfin, du 30/13 novembre 0.5 en (a) et 0.2 en (b), (Voir diagramme XVII).

Si nous calculons le rapport entre la formation de racines avec et sans extrait de son de riz, nous obtenons pour les quatre périodes 4.11, 1.73, 0.95, 0.35.

Jusqu'au 13 octobre, la formation de racines sur les deux lots (a) et (b) a été comparable. A partir de ce moment la différence se marque vigoureusement parce que la rhizocaline commence à agir. Dès le 20 octobre cette „explosion” de racines diminue et après le 23 les contrôles forment plus de racines que les autres. Comment expliquer ces différences?

Nous commencerons à analyser les contrôles. Il est évident que nous avons à faire à deux processus de formation de racines: du 3 au 13 octobre, toutes les racines sont des germes en voie de développement que nous avons coupés au moment de leur apparition; dès le 16, une nouvelle poussée de racines commence, laquelle doit être attribuée à la présence de rhizocaline dans les boutures au moment du découpage: elle ne dépend pas cependant de la rhizocaline dont on a appliqué la dose 5 jours auparavant.

Il me semble que cette différence pourrait bien être causée par les différences en quantité de rhizocaline: la formation de racines à la base est atteinte d'autant plus vite que la quantité donnée est plus grande.

Maintenant, il nous reste encore à poser la question de savoir pourquoi les contrôles continuent à former des racines plus longtemps que les autres.

Plus haut (p. 99) nous avons déjà remarqué que la présence d'une racine combat la formation de nouvelles. Donc, quand le temps, entre l'application de rhizocaline et l'apparition de racines nouvelles, est de 10 jours, c'est encore 10 jours plus tard que cette formation cessera: pendant les 10 jours avant l'apparition des premières racines toute la

masse de rhizocaline peut être transformée en racines; après ce temps elle est dirigée dans les racines poussantes. Si la formation de racines continue pendant ces premiers 10 jours, l'apparition pourra s'effectuer pendant la seconde dizaine de jours. Et c'est justement ce que nous voyons en regardant la Photo 8. Du 13 jusqu'au 23, la plupart des racines sont formées sur les boutures traitées. Et sur les contrôles cette période dure du 18 au 28 octobre, donc 10 jours; parce que les contrôles en retard ont continué plus longtemps. Cependant la cessation de la formation de racines 10 jours après l'apparition des premières ne vaut que si le nombre de racines formées est assez élevé; nous verrons plus tard (conclusion 91) que le transport de rhizocaline ne s'effectue qu'en direction longitudinale, donc une racine formée n'absorbe que la rhizocaline de son voisinage.

A présent, nous parvenons à comprendre pourquoi l'action de la rhizocaline ne se montre pas nettement quand les contrôles forment trop de racines. Dans la plupart des cas, je n'ai administré la rhizocaline que 7 à 10 jours après le découpage des branches. Alors l'accumulation effective commence au même moment chez les boutures traitées et les contrôles et elle dure à peu près le même temps.

L'expérience suivante nous montre, que la rhizocaline est présente dans des échantillons différents de diastase et doit-être très stable. La première préparation datant de plusieurs années a une couleur brunâtre; une autre „Maltin" de Merck, de couleur blanche est évidemment fraîche. Les boutures sont coupées le 22. IV. 1929, la vieille diastase et l'agar par sont placés sur les boutures, la diastase fraîche seulement le I, V, dix jours après.

Du 6 au 27 mai, ont apparu (tableau XVI):

TABLEAU XVI.

Traitement	Racines sur chaque Bouture	Racines par Bouture
(a) Ancienne diastase	6 3 0 2 12 3 1 1 9 1 7 4 3 8 3 00	4.5 ± 0.95
(b) Diastase fraîche	13 3 2 0 3 5 19 12 5 0 2 2 8 11 54	5.9 ± 1.35
(c) Agar pur	0 0 0 0 0 0 2 0 0 1 0 0 0 0 0	0.2 ± 0.15

Donc la diastase fraîche contient plus de rhizocaline que l'autre échantillon. La différence en nombre de racines n'est pas très grande, mais l'analyse révèle que, les racines sur (a) se développent plus

lentement que celles sur (b). Chez (b) la plupart apparaissent de 7 à 9 jours après application; tandis que chez (a) la plupart des racines ne se développent que 12 jours après le traitement.

Il semble d'après les expériences précédentes que, non seulement le nombre de racines formées, mais aussi **le moment de leur apparition soit une mesure pour la quantité de rhizocaline dans les boutures** (85)

C. THERMOSTABILITÉ DE LA RHIZOCALINE DE DIASTASE.

Pour démontrer que l'action de la diastase ne peut pas être attribuée à l'enzyme elle-même, mais aux substances accompagnatrices, j'ai commencé avec deux branches, dépourvues de leurs feuilles dès le 27. X. 28 et coupées en boutures le 13. XI, donc 17 jours après. Celles-ci sont numérotées de 189 (basal) à 211 et de 212 (basal) à 224. Les boutures 202—211 et 220—224 ne forment pas de racines et meurent à cause des moisissures; elles sont supprimées dans le tableau.

TABLEAU XVII.

Numéro	Groupe	Nombre de racines par Bouture.								
		26-XI	27-XI	28-XI	29-XI	30-XI	3-XII	6-XII	10-XII	13-XII
189	a									
190	b		4	9	10	10	11	11	11	11
191	c		3	5	8	9	9	9	9	11
192	a									1
193	b		5	8	11	13	13	13	13	13
194	c		5	11	12	12	12	12	12	12
195	a						1	1	1	1
196	b		4	4	4	4	4	5	5	5
197	c		4	7	7	8	9	9	9	9
198	a									
199	b				2	3	3	3	3	3
200	c			1	1	1	1	1	1	1
201	a									
212	c									
213	a				1	1	1	1	1	1
214	b		1	1	2	2	2	2	2	2
215	c		1	2	4	4	4	4	4	4
216	a									
217	b				1	3	3	3	3	3
218	c									
219	a									

Les boutures, marquées (a) sont traitées le 20. XI avec l'agar pur; (b) le même jour avec agar contenant 5⁰/₀ de diastase, chauffée jusqu'à 60° C. et (c) avec agar et 5⁰/₀ de diastase bouillie pendant 20 minutes. La quantité d'agar sur chaque bouture étant de 0.3 g., il y a 0.015 g. de diastase. Dans le tableau suivant tous les résultats concernant cette expérience sont donnés comme exemple d'une série bien réussie. Le 4. XII sur les boutures numérotées 189, 191, 193, 195, 197, 199, 201, 212, 214, 216 et 218 de nouveau une plaque d'agar est mise, mais sans aucun effet.

De tous les contrôles (a) 213 a commencé le 29. II, 195 le 3.12 et 192 le 13.12 à former une racine, donc 9, 13 et 23 jours après administration d'agar, ce que nous considérons comme excellent.

Le septième jour après l'application de la diastase, des racines commencent à se montrer sur (b) et (c) et la plupart sont visibles le dixième jour (voir Photo 6). La conclusion (84) est confirmée.

Il n'y a pas de différence entre la formation de racines chez (b) et (c): de 198 à 201: 8.0 et 8.2 racines par bouture, de 212 à 219: 2.5 et 1.3 et en total 6.2 et 5.3 racines. Donc l'action formatrice de racines de diastase (maltine) n'est pas explicable par l'action enzymatique: **la rhizocaline est stable malgré l'ébullition et n'est pas une enzyme (86)**

Quand, d'une part, la rhizocaline arrive en concentration suffisante près de la coupure basale d'une bouture et quand il n'y a pas de racines dans lesquelles elle peut disparaître, quand d'autre part les conditions sont favorables, elle est transformée à peu près instantanément en racines; si cette transformation demandait plus de temps le commencement du développement de racines visibles serait moins brusque.

Les boutures à la base des rameaux sont les plus propres à former des racines, les apicales n'en forment aucune avec la même quantité de rhizocaline (87)

Maintenant cette conclusion est nette; plus haut nous l'avions déjà indiquée sans preuve définitive, tandis que dans cette dernière expérience toutes les boutures (b) et (c) ayant reçu la même quantité de rhizocaline montrent pourtant des différences prononcées. Le cas du tableau II est donc assez compliqué, car non seulement les feuilles jeunes ne forment pas encore la rhizocaline (68) mais aussi les boutures des parties jeunes des branches ne réagissent pas.

D. POUVOIR D'ENRACINEMENT DES PARTIES BASALES
ET APICALES DE BRANCHES.

Plus haut, nous avons déjà observé que les boutures apicales perdent leurs réserves plus vite que les basales, la néoformation des racines doit donc y être plus petite. Il est bien probable que la rhizocaline disparaît par exosmose de la coupure et qu'il faut plus longtemps avant que la concentration soit assez grande pour former des racines.

Le tableau suivant (XVIII) nous montre, que les racines des boutures plus vieilles (190, 191, 193, 194, 196 et 197) sont formées plus tôt que celles des plus jeunes (199, 200, 214, 215 et 217). Si le nombre de racines, au 30—71, est fixé à 100⁰/₀, alors les pourcentages sont atteints de la manière suivante:

TABLEAU XVIII.

	27—11	28—11	29—11	30—11
Boutures vieilles	45	79	93	100
„ jeunes	15	31	77	100

Donc, **sous conditions favorables les racines sont formées plus tôt dans les boutures vieilles basales que dans les jeunes apicales** . (88)

Cette conclusion se range à côté de (85) parce que sous conditions favorables nous pouvons attendre aussi une quantité plus grande de rhizocaline. Mais aussi nous pourrions appliquer (85) et dire: si la vitesse de formation de racines est plus petite chez les boutures apicales (ce qui est un fait que j'ai remarqué souvent) alors celles-ci contiendront moins de rhizocaline.

Cette conclusion sera discutée plus loin.

E. EXTRACTION CHIMIQUE DE DIASTASE.

Quelques efforts ont été faits pour isoler le principe actif, mais à cause des difficultés que présente notre matériel nous avons dû abandonner.

40 gr. de diastase extraits avec l'éther dans un Soxhlet, puis dissous dans un peu d'alcool sont dilués avec beaucoup d'eau.

Plusieurs branches d'*Acalypha*, dont les feuilles étaient coupées le 13. V. 29 sont mises en boutures le 21. V et le 27. V reçoivent de l'agar au contact de leur liber.

Sur (a) agar avec 5⁰/₀ de diastase,
 sur (b) agar avec 10⁰/₀ de la diastase extraite avec l'éther,
 sur (c) agar avec l'extrait de cette diastase, correspondant avec
 10⁰/₀ de diastase,
 sur (d) agar pur.

Toutes les boutures commencent à former beaucoup de racines dès le 27. V et continuent même après 7 jours de traitement; les contrôles forment donc aussi des racines.

Dans la période du 3. VI jusqu'au 10. VI, de 7 à 14 jours après traitement, le nombre suivant de racines est apparu sur les boutures:

TABLEAU XIX.

	Nombre de racines par Bouture	Moyenne
a	2, 0, 1, 1, 0, 0, 2, 1, 6, 3, 2, 1	1.6 ± 0.5
b	4, 6, 0, 1, 3, 8, 0, 4, 4, 13, 1, 0	3.7 ± 1.1
c	2, 0, 0, 0, 0, 4, 0, 0, 1, 1, 3, 0	0.9 ± 0.4
d	0, 0, 2, 2, 0, 0, 1, 2, 0, 3, 0, 0	0.8 ± 0.3

Les résultats ne sont pas très expressifs. La différence entre (b) et (c), (d) est seule significative; il n'y avait probablement pas d'action de l'extrait de diastase en (c). Si nous admettons que l'éther n'a pas dissout la rhizocaline de la diastase les chiffres sont compréhensibles: l'extrait n'en contenait pas et tout était encore présent en (b), comme semblerait l'indiquer le nombre de racines qui était plus du double de (a); les concentrations de diastase en (b) et (a) se rapportent comme 2 : 1.

Si ce résultat est exact la rhizocaline se comporte autrement que la substance de croissance, l'auxine laquelle est soluble dans l'éther.

Une autre expérience essaie l'influence de la diastase extraite avec l'éther et après avec le méthanol. Sur une série de boutures le 8. VII. 1929, on place: agar pur (a), agar avec 5⁰/₀ du diastase extrait (b) et agar avec l'extrait alcoolique (c). Du 24. VII jusqu'au 12. VII, on voit apparaître 1.3 racines sur (a), 3.4 sur (b) et 1.6 sur (c). Donc il semble qu'en ce cas la rhizocaline n'est pas extraite par l'alcool. Pourtant l'expérience n'est pas concluante du tout, du fait que les contrôles ont formé trop de racines.

F. CONCENTRATION DE LA RHIZOCALINE ET NOMBRE DE RACINES.

Quant à la question des relations quantitatives entre rhizocaline et nombre de racines formées, je n'ai pas eu beaucoup de chance. Séries

après séries, les expériences ont dû être écartées ou bien parce que aucune bouture ne fait des racines ou bien parce que les contrôles en ont trop. La conclusion est évidente: je ne suis pas encore en état de travailler quantitativement avec *Acalypha*, je n'ai pas ce matériel en main. Les analyses qualitatives donnent des résultats assez bons; de temps en temps j'en ai tiré des conclusions quantitatives, mais il n'est pas possible de dire: telle quantité de rhizocaline correspond avec autant de racines. En se souvenant de la conclusion (87) peut-être nos mécomptes ne sont-ils pas étonnants; si toutes les boutures provenaient de la même partie de la branche, peut-être réagiraient-elles uniformément. Mais comme chaque série est coupée de plusieurs branches, il y a inévitablement des différences individuelles entre branches.

Pourtant l'expérience suivante nous révélera quelque chose, quoique le résultat ne doive être accepté qu'avec grande réserve. Cinq concentrations différentes de diastase sont mêlées avec de l'agar. Ensuite, les morceaux d'agar sont mis le 16. VII. 1929 sur boutures, coupées le 9. VII de branches qui furent défoliolées le 2. VII.

TABLEAU XX.

Concentration	Racines formées du 22-VII au 23-VIII	Moyenne	du 22-VII au 23-VIII
20 ⁰ / ₀ de diastase	1 0 1 0 2 0 0 1 0 0 0 0 0 3	0.6 ± 0.3	1.4
10 ⁰ / ₀ " "	3 4 4 2 4 1 0 2 2 2 0 0 1 4	2.1 ± 0.4	2.5
5 ⁰ / ₀ " "	1 7 2 13 2 2 2 7 4 1 8 3 0 1	3.8 ± 1.0	4.1
2 ⁰ / ₀ " "	0 0 1 0 0 0 3 1 0 0 0 2 0 2	0.6 ± 0.3	0.9
1 ⁰ / ₀ " "	0 3 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0	0.3 ± 0.2	0.7
agar pur	1 1 0 2 1 2 0 0 0 0 0 0 1	0.6 ± 0.2	0.8

Les meilleurs résultats sont obtenus avec diastase en concentration de 5⁰/₀. Les concentrations inférieures et celles de 10⁰/₀ et 20⁰/₀ donnent moins de racines. Nous ne concluerons rien à ce sujet. Cependant de nombreuses expériences de R. BOUILLENNE (42) sur *Impatiens Balsamina* démontrent la toxicité de tous ces extraits de diastase sur les tissus fragiles des hypocotyles; et pourtant chez *Acalypha* d'autres expériences ne montrent pas cette différence. Par exemple, dans les tableaux XXII et XXIII, on verra que les concentrations 1 × et 3 × de son de riz ont donné le même nombre de racines que la diastase 5⁰/₀. **Probablement il existe pour la formation de racines une concentration optimale des extraits contenant la rhizocaline (89)**

VII. LA RHIZOCALINE DANS LE SON DE RIZ (DEDEK).

Les préparations de diastase sont assez coûteuses et j'ai cherché à obtenir un autre produit contenant la rhizocaline. Autrefois, j'ai expérimenté avec des extraits de son de riz, lesquels contiennent des concentrations assez grandes de la substance de croissance (auxine). Je les ai essayés sur *Acalypha*.

Le son de riz (dedek) comprend les embryons et la couche d'aleurone à gluten des grains de riz. Les substances spéciales qui sont accumulées probablement dans les embryons des graines sont donc comprises dans le son et on peut supposer que les extraits sont efficaces au sens physiologique. On retire aussi la vitamine B des extraits de dedek (JANSEN en DONATH 1926, 74^{bis}). Cela se fait d'ailleurs industriellement aujourd'hui.

A. PRÉPARATION DES EXTRAITS DE DEDEK.

L'action des extraits de son de riz est à peu près la même que celle de la diastase. Les extraits sont préparés comme suit: à 100 gr. de son de riz, on ajoute 275 cc. d'eau, ensuite le mélange est chauffé à 50° C. — Après 1 ou 2 heures, on sépare l'eau du son de riz en filtrant sur une étamine. Le filtrat étant très trouble à cause de l'amidon, on filtre à température normale sur papier à filtrer. Alors l'amidon est écarté et on peut bouillir le filtrat. Les protéines flocculent, le précipité se dissout partiellement de nouveau dans le liquide froid, donc pour s'en débarrasser il faut le filtrer à 100° C. On peut conserver ces extraits en les stérilisant, parce qu'à cause de leur contenu en sucres et substances azotées et probablement substances stimulantes pour la croissance des microorganismes (action comme bios) ils sont attaqués vigoureusement par les bactéries, les levures et les champignons. Je propose cet extrait comme milieu de culture pour les microorganismes: dans une culture avec extrait de son de riz, les champignons s'accroissent extrêmement bien et se développent jusqu'à ce que tout le liquide ait été utilisé.

Les extraits ainsi préparés contiennent de 5 à 10% de substance sèche, dont 12% sont des sels. Pour les appliquer aux boutures, les extraits sont mêlés avec une quantité égale d'agar à 3%, donc les concentrations actives sont la moitié des solutions préparées.

B. LA THERMOSTABILITÉ DE LA RHIZOCALINE DE DEDEK.

Le tableau IX donne déjà la preuve que l'extrait de dedek contient une certaine quantité de rhizocaline. Cette expérience nous permet de faire en outre quelques constatations. Une partie des boutures a été traitée avec de l'extrait non bouilli et l'autre partie avec de l'extrait maintenu à vive ébullition pendant une heure (l'eau évaporée est rajoutée).

Deux branches longues, défoliolées le 1^{er} septembre 1931, coupées en boutures 8 jours après et numérotées de 140 (sommet) à 177 et de 178 (sommet) à 201. Comme toujours les parties apicales ne forment presque pas de racines. Par accident quelques boutures se sont déséchées: elles sont insérées avec un „m” dans le tableau.

Le traitement des boutures a lieu comme suit:

a: agar mêlé avec extrait bouilli pendant une heure,

b: agar mêlé avec extrait non bouilli,

c: agar mêlé avec extrait de 4⁰/₀ glucose et 4⁰/₀ saccharose,

d: agar pur.

TABLEAU XXI.

Traitement	Nombre de racines par Boutures le 24—IX		Moyenne	
			Total	Des parties basales.
a	0 0 0 0 1 3 m 7 1 m	1 1 0 0 0 1	1.1	1.6
b	0 0 0 1 0 6 5 m 3 m	0 0 0 2 2 1	1.4	2.4
c	0 0 0 0 0 0 1 0 0	0 0 0 0 0 0	0.1	0.1
d	0 1 0 0 0 0 0 0 m	0 0 0 0 0 0	0.1	0.0

Donc nous pouvons conclure du tableau XXI que **la rhizocaline est présente dans l'extrait de dedek (90)**

Le résultat confirme la conclusion (85): la rhizocaline n'est pas détruite par l'ébullition, elle n'est donc pas de nature enzymatique. Les branches étant restées assez longtemps défoliolées sur la plante, le nombre de racines formées n'est pas très grand; mais les contrôles étant parfaits, le résultat est sûr.

C. ULTRAFILTRATION DE LA RHIZOCALINE DE DEDEK.

Pour obtenir une opinion sur la grandeur de la molécule de la rhizocaline, je l'ai fait diffuser à travers un ultrafiltre. Si elle est transportée dans la plante à travers des membranes cellulaires, il est assez vraisemblable qu'elle soit en solution vraie.

Pour en faire la preuve, j'ai fabriqué des ultrafiltres d'après BECHHOLD en imprégnant des filtres avec une solution de collodion et d'acide acétique. Avec ces filtres, la dialyse se fait trop lentement. Ensuite, les extraits ont été filtrés sous pression à travers des ultrafiltres. La couleur du filtrat reste jaunâtre, donc les colorants naturels de l'extrait peuvent passer.

Nous avons utilisé les extraits suivants:

- a: extrait de dedek avec $1\frac{1}{2}\%$ agar,
- b: extrait de dedek 3 fois concentré à l'évaporation avec $1\frac{1}{2}\%$ agar,
- c: l'ultrafiltration de l'extrait concentré avec $1\frac{1}{2}\%$ agar,
- d: $1\frac{1}{2}\%$ agar avec 5% de diastase,
- e: $1\frac{1}{2}\%$ agar pur.

Pour cette expérience, deux branches, défoliolées le 16 juin 1931 sont coupées en boutures le 23, numérotées de 1 (sommet) à 56 et de 57 (sommet) à 85. Les numéros 39—56 ont un diamètre de 2 à 2.5 cm., les autres un diamètre normal, c'est-à-dire environ 1 cm. de diamètre.

Le matériel, cette fois encore, n'a pas été excellent: sur les numéros 1 à 38 se sont formées, pendant les premiers 10 jours, 0.3 racine par bouture; 6 jours après, encore 1.0 racine qui, toutes ont été coupées dès leur apparition.

Le 3 juillet, l'agar est administré et, comme le commencement de l'expérience le laisse prévoir, les contrôles de la série 1—38 forment des tas de racines, mais pourtant beaucoup moins que ceux traités avec les extraits (tableau XXII).

Comme les boutures 39—85 ne forment des racines qu'après plus de temps et leurs contrôles restant sans racines, je les ai réunis dans un autre tableau (XXIII).

TABLEAU XXII.

Traitement	Racines formées du						
	9—4 juillet			14—17 juillet			9—14
a dedek	5	6	6 9 0 2	4.7	0 0 3 2 3 1	1.5	6.2 ± 1.3
b dedek 3 $\times$ conc. . .	5	6	10 3 3 8	5.8	0 3 1 6 0 3	2.2	8.0 ± 1.3
c ultrafiltrat	3	0	1 4 4 0	2.0	1 0 6 2 4 5	3.0	5.0 ± 1.2
d diastase	4	4	5 3 11 1	4.7	0 3 2 4 2 2	2.2	6.8 ± 1.3
e agar.	2	1	4 2 0 0	1.5	0 5 0 1 1 2	1.5	3.0 ± 0.7

En analysant le résultat (tableau XXII) il faut remarquer que les contrôles (e) ont beaucoup de racines. La différence avec l'ultrafiltrat

n'est pas grande, donc nous ne pouvons rien conclure en ce qui concerne son activité. Mais les extraits de dedek et la diastase nous montrent une différence certaine (le dedek concentré moins contrôle: 5.0 ± 1.5).

TABLEAU XXIII.

Traitement	Racines formées du 9 - 31 juillet		Moyenne
a dedek	7 5 2 0	2 1 0 1 1	2.1 ± 0.8
b dedek $3 \times$. .	3 9 0 4	1 2 0 2 4 2	2.7 ± 0.8
c ultrafiltrat . .	2 6 5 1	9 2 0 0 1 (17)	4.3 ± 1.6 (2.9 ± 1.0)
d diastase . . .	10 6 9	1 1 0 2 3 6	4.2 ± 1.2
e agar	1 2 0	0 0 0 0 0 0	0.3 ± 0.2

En général le résultat du tableau XXIII est le même: tous les extraits ont agi; mais ici les contrôles n'ont pas formé de racines. Si la dernière bouture de (c) n'était pas comprise dans la moyenne, le nombre de racines serait le même que celui de (b) (extrait duquel on a préparé l'ultrafiltration).

Donc nous concluons: **l'ultrafiltration laisse passer la rhizocaline** (91)

D. CROISSANCE ET ENRACINEMENT.

L'action de la diastase à 5% et des extraits de dedek est à peu près la même, quant à la formation de racines. Pourtant il y a une différence remarquable. Une semaine après administration d'agar avec diastase ou dedek, la partie du liber qui a été couverte commence à se gonfler: les cellules du liber s'agrandissent et se divisent jusqu'à former un coussinet de tissu surmontant la surface du liber originellement aplatie par l'enlèvement de l'écorce. Les éléments capables de provoquer la croissance des cellules parenchymateuses du liber sont localisés dans le dedek et la diastase; l'agar pur et les sucres n'ont aucun effet.

La cause de cette croissance n'est pas de la même nature que celle des lenticelles: celles-ci s'agrandissent, indépendamment de la présence de facteurs spéciaux, au moment de submersion dans l'eau, ce qu'il faut attribuer à l'absence d'oxygène; tant que les cellules vivent, les lenticelles déjà existantes s'agrandissent.

On pourrait supposer que la rhizocaline n'est pas spécifique pour la formation de racines, mais, que d'une manière générale, elle favorise la division des cellules quelle que soit le sens de la différenciation.

Les expériences avec diastase et dedek s'opposent à ce point de vue. Quantitativement, la formation de racines et la croissance des cellules libériennes, toutes deux provoquées par la diastase et le dedek ne sont pas en corrélation. Comme preuve, je cite l'expérience précédente (Tableaux XXII et XXIII). Les actions de diastase et dedek y sont comparées, la formation des racines y est à peu près la même, excepté chez les contrôles. Le gonflement est exprimé en distinguant quatre classes :

- 0: pas de gonflement,
- 1: gonflement faible,
- 2: gonflement prononcé,
- 3: gonflement tumorique,
- m: liber mort.

Le tableau XXIV nous montre les différences en gonflement chez toutes les boutures.

TABLEAU XXIV.

Traitement	Gonflement				Moyenne
a dedek	1 1 1 1 1 2	1 1 1 2	2 2 2 2 2		1.5 ± 0.14
b dedek 3 $\times$	m 1 1 1 1 1	1 2 1 1	1 1 2 2 2		1.3 ± 0.12
c ultrafiltrat	0 1 m 1 2 m	2 2 2 2	1 2 3 2 1		1.6 ± 0.21
d diastase	1 2 2 2 2 2	3 3 2	0 0 0 0 0 0		2.3 ± 0.15
e agar pur	0 0 0 0 0 0	0 0 0	0 0 0 0 0 0		0.0

Donc il y a une différence prononcée entre l'action de la diastase et du dedek. Tandis que le gonflement est assez uniforme chez toutes les boutures traitées de la même manière, il y a des différences énormes quant à la formation de racines chez ces boutures. Par exemple les numéros 42, 47 et 52 avaient 10, 6 et 9 racines et leur gonflement était 3, 3, et 2; tandis que les numéros 57, 62, 67, 72, 77 et 82 traités comme les précédents avec diastase, avaient 1, 1, 0, 2, 3 et 6 racines au gonflement 2, 2, 2, 3, 3, 3. Ces deux séries de boutures proviennent de branches différentes; en moyenne elles ont 8.3 et 2.2 racines, mais leur gonflement peut se chiffrer à 2.7 et 2.5.

Le gonflement du liber et la néoformation des racines quoique deux processus provoqués par des substances spéciales, se comportent différemment (92)

Donc il serait assez improbable qu'une seule et même substance puisse les provoquer.

E. EXTRACTION CHIMIQUE DE DEDEK.

Une expérience sur l'action d'extraits divers de dedek et de cotylédons de Balsamine en vue de comparer leur action sur hypocotyles de Balsamine et sur boutures d'*Acalypha* a été peu satisfaisante; les contrôles ont formé 4.5 racines par bouture comme la plupart des boutures traitées par les extraits. Seulement l'extrait de dedek comme je l'utilisais d'habitude donnait 11 racines. Les extraits produisent:

Dedek	Dedek	Dedek	Balsamine	Balsamine	
0	1	IV	V	VII	témoins
6.8	4	5.4	6.6	4.5	4.5 racines

Il n'est pas possible de tirer des conclusions; il semble qu'en tous cas les extraits contiennent trop peu de rhizocaline, sont toxiques sur Balsamine, comme BOUILLENNE l'a établi (48).

En rapport avec la théorie de la polarité, nouvellement décrite (WENT, 1932, 163bis), j'ai essayé de savoir si la rhizocaline pouvait être concentrée et séparée des substances accompagnatrices dans l'extrait de dedek en l'électrodialysant.

10 cc. de l'extrait sont mis dans un filtre d'extraction, imprégné avec collodion. En dehors du filtre se trouve 30 cc. d'eau distillée. Deux électrodes de platine plongent dans les liquides, la positive dans le filtre, la négative dans l'eau. Un potentiel de 10 volts provoque une intensité du courant de ± 22 milli-ampères après une demi-heure. On maintient cette intensité pendant 4 heures. Après, on neutralise le liquide: dans le filtre, 5.5 cc. de 0.1 N. Na OH; à l'extérieur, 1.5 cc. de 0.1 N. HC. Les deux lots concentrés jusqu'à 10 cc sont mélangés avec de l'agar. Ces extraits sont marqués (a) pour le liquide contenant les acides neutralisés (dans le filtre) et (b) pour le liquide avec les bases (près de l'électrode négative). Deux extraits (c) et (d) sont préparés de manière analogue, mais seulement avec 20 cc de l'extrait de dedek et 60 cc d'eau distillée. Le filtre n'est pas préparé au collodion. Pendant 3 heures, un potentiel de 10 volts cause un courant de ± 30 milli-ampère. Pour la neutralisation, il faut 5.5 cc. de 0.1 N. Na OH et 3.4 cc. de 0.1 N. HCl.

(e) est l'extrait original de dedek, (f) l'extrait original dilué trois fois et (g) l'eau distillée, comme contrôle. Tous ces extraits sont ensuite mélangés d'une quantité égale de 3⁰/₀ d'agar et appliqués aux boutures d'*Acalypha* le 27. V. 1932 provenant de branches défoliolées le 19. V.

Deux jours après l'agar est enlevé du liber qui ne souffre pas de

ce traitement. Le 4 ou 5 juin les racines, sur les boutures traitées d'extraits, commencent à se développer, tandis qu'elles ne commencent que le 8 chez les contrôles. Le tableau suivant (XXV) donne le nombre de racines observées sur 8 boutures de chaque groupe.

TABLEAU XXV.

Nouvelles racines observées le	5 juin	6	7	8	9	10	11	13	15	17	5-10	5-17	5-7
(a) dialysat avec acides	3	2	4	1	3	5	5	3	1	2	2.2	3.6	1.1
(b) " " bases	1	3	1	0	6	5	13	3	3	2	2.0	4.6	0.6
(c) " " acides	7	2	5	4	5	1	4	5	2	0	3.0	4.4	1.7
(d) " " bases	3	2	4	6	5	5	5	2	1	3	3.1	4.5	1.1
(e) extrait de dedek	6	5	11	7	4	8	1	4	5	0	5.1	6.4	2.7
(f) " 3 fois dilué	1	6	7	6	3	2	6	2	1	0	3.1	4.2	1.7
(g) contrôles	0	0	1	4	1	2	6	4	3	5	1.0	3.3	0.1

Comme on le voit de nouveau *Acalypha* est peu propre aux expériences quantitatives. Les contrôles forment beaucoup de racines; il est vrai que celles-ci apparaissent distinctement plus tard que les autres. Il semble d'autre part que les dialysats acides ont un peu plus de rhizocaline que les dialysats basiques. Mais, comme pendant l'électrodialyse, la quantité de liquide est 3 fois plus grande chez les derniers, la concentration de rhizocaline dans le filtre autour de l'électrode positive est au moins 3 fois plus grande qu'à l'extérieur. **Voici une indication comme quoi la rhizocaline serait de nature acide (93)**

Mais, nous avons besoin d'expériences encore plus concluantes.

F. VITESSE D'ABSORPTION DE LA RHIZOCALINE DANS L'AGAR.

Avec quelle vitesse l'absorption de la rhizocaline s'effectue-t-elle par le liber à partir de l'agar. Il est très difficile de se faire une idée définitive sur ce sujet, parce qu'il est impossible de travailler aseptiquement avec *Acalypha*. 1 ou 2 jours après l'application de l'agar sur les boutures, celui-ci devenu, grâce aux extraits qu'il contient, extrêmement favorable à la croissance de microorganismes commence à moisir et on ne peut plus en analyser le contenu éventuellement encore actif en rhizocaline en le mettant sur d'autres boutures. Pourtant j'ai quelques expériences qui servent à se former une impression sur la vitesse de pénétration de la rhizocaline.

Le protocole de la meilleure série a disparu. Sur un certain nombre de boutures, de l'agar avec dedek a été mis. Le lendemain, la moitié

de l'agar est enlevé, le surlendemain l'autre moitié. Le résultat est tel que le deuxième lot forme deux fois plus de racines que le premier.

Une autre expérience dont je veux donner les chiffres est commencée le I. VIII. 1931, alors que les boutures sont coupées de branches défoliolées le 24. VII. Le même jour, elles reçoivent de l'agar avec dedek. Celui-ci est enlevé partiellement le 2 et le reste le 3. VIII; l'agar n'a pas encore moisi; seules quelques levures commencent à se développer. Les boutures sont partagées en plusieurs groupes: celles de (a) normales, celles de (b), jusqu'au 22. VIII empêchées de faire pousser des racines.

TABLEAU XXVI.

	14—VIII		28—VIII		9—IX		Total
	a	b	a	b	a	b	
1 jour dedek.	1.6	0	3.8	1.0	5.4	4.6	
2 jour dedek.	5.0	0	6.2	0.4	7.6	7.8	
contrôle.	0.0		1.0		2.9		

Le tableau XXVI nous donne le nombre de racines formées par bouture. Si nous considérons que les contrôles ont aussi formé des racines, nous pouvons faire la conclusion suivante: lorsqu'on met de l'agar avec dedek sur le liber, **une quantité à peu près égale de rhizocaline pénètre dans les boutures au cours du premier et du deuxième jour. (94).**

Cette conclusion n'est valable que si l'agar ne moisit pas. Cela résulte de l'expérience suivante. De l'agar avec dedek est placé le 28. X. 1931 sur des boutures, coupées le 21. X, de branches défoliolées le 12. X. Le 29. X l'agar est encore assez normal mais le 30. X, quand il est enlevé du deuxième lot il est devenu à peu près déliquescant. Le liber des boutures avec l'agar le plus moisi meurt peu de temps après, mais seulement dans la partie apicale, où il a été dénudé. Du 4. XI jusqu'au 14. XI les contrôles traités avec l'agar pur forment 4.4 racines par segment ce qui est moins que ceux traités pendant 1 jour à l'agar avec dedek (6.2 racines), mais plus que ceux traités pendant 2 jours (3.9 racines). Donc il faut assumer, que, dans le dernier cas après un jour de traitement avec dedek, il y a assez de rhizocaline dans les boutures pour former 6 racines, mais à cause de la moisissure cette quantité disponible diminue probablement parce qu'une partie du liber est morte ou parce que le produit est altéré.

VIII. LA POLARITÉ DANS LA TRANSLOCATION DE LA RHIZOCALINE.

A. TRANSPORT RECTILIGNE.

Au cours des expériences précédentes, nous avons aperçu de temps en temps une bouture qui, bien que traitée avec dedek, diastase, etc. . . , ne donne pas de racines. En plusieurs de ces cas, nous avons découvert par la position de la cicatrice de la feuille et de son bourgeon axillaire que ces boutures avaient été retournées par erreur. Dans ces conditions, les racines quand même formées comme germes, ne peuvent pas pousser parce que la partie basale avec les germes éventuels se trouve dans l'air. Ces cas indiquent déjà l'existence d'une polarité bien établie dans *Acalypha*. Car sinon, nous pourrions nous attendre à voir apparaître les racines à l'extrémité supérieure des boutures retournées, c'est-à-dire à l'extrémité qui est vers le bas et plonge dans l'eau. Mais, il y a encore de nombreux faits qui révèlent cette tendance polaire. La rhizocaline est appliquée sur la partie apicale, pourtant les racines se forment à la base de la bouture. Ces racines sont placées basalement par rapport à la source de rhizocaline, qu'elle provienne d'une feuille ou d'agar avec diastase. Au début de ces expériences, j'ai souvent placé l'agar seulement sur un secteur du liber: les racines ont apparu basalement sur ce même secteur. Donc, **le transport de la rhizocaline est rectiligne et longitudinal. (95).**

A cette règle, je n'ai guère observé d'exceptions. A première vue, les figures 57 et 58 de VAN DER LEK (1925) semblent nous éloigner de cette conclusion et généralement dans la nature, nous ne trouverons pas d'exemples tellement démonstratifs. Mais, le cas d'*Acalypha* nous place dans des conditions spéciales dans lesquelles nous sommes sûrs qu'il n'y a plus d'accumulation de rhizocaline dans les segments et qu'ils ne forment de racines que là où l'on ajoute la rhizocaline.

Il semble bien que d'ordinaire la rhizocaline soit distribuée assez irrégulièrement dans la branche.

B. NÉOFORMATION DE GERMES DE RACINES APRÈS RETOURNEMENT DES BOUTURES.

Nous avons dit que les boutures retournées ne forment pas de racines. Un exemple se trouve au tableau X; le numéro 25 retourné sur lequel une tige avec feuilles a été greffée, ne forme pas de racines,

quoique 14 et 21 en portent beaucoup. Un autre exemple est signalé au tableau XXII: le dernier segment du groupe c, 32 n'a pas montré de racines; ce que je ne comprenais pas, car il semblait bien portant. Mais observant de plus près, j'ai aperçu 5 germes de racines à peine visibles près de la coupure supérieure. Le segment était placé inversement dans l'eau. Le 20. VII, il est retourné: 3 jours après, il manifeste déjà 7 racines, le 27. VII, 13 racines en voie de développement (voir Photo 9).

Comme objet de comparaison, j'ai choisi un segment traité de la même manière, mais qui n'a pas été retourné. Les racines sur cette bouture (n° 13) ont poussé du 11 jusqu'au 17. VII et la seule différence que l'on puisse voir avec le cas précédent réside dans la longueur et la ramification des racines. Ces deux caractères sont en fonction de l'âge de celles-ci: celles de la bouture retournée, 32, ne sont entrées en végétation que beaucoup plus tard. **Leurs germes provoqués par l'action du dedek ont été maintenus à l'état latent dans l'air (96)**

Nous concluons, en outre, **que la localisation polaire (basale) des racines néoformées est causée par le transport polaire de la rhizocaline (97)**

C. TRANSPORT BASIPÈTE DE LA RHIZOCALINE.

Plus haut (p. 115) en analysant la conclusion (87) nous avons supposé, que la rhizocaline disparaît des boutures jeunes (extrémité supérieure des rameaux) par diffusion dans l'eau.

Le fait, que les boutures retournées gardent leur rhizocaline à leur base morphologique et que celle-ci, placée dans l'air ne laisse pas diffuser les substances expérimentales nous engage à examiner la question de plus près. Une série de boutures préparées le 1. VIII. 1931 de 3 branches défoliolées le 24. VII numérotées de 1 (sommet) à 19, 20 (sommet) à 33 et 34 (sommet) à 46; les numéros pairs retournés (avec leur partie apicale dans l'eau), les impairs avec leur base morphologique dans l'eau. Le même jour, application d'agar sur le liber dénudé de la partie supérieure des boutures: sur 1, 2, 5, 6, 9, 10, 13, 14, 17, 18, 21, 22, 25, 26, 29, 30, 33, 34, 37, 38, 41, 42, 45 et 46 agar pur, sur les autres, agar avec extrait de dedek. Il y a donc quatre groupes de boutures: avec agar pur, normal (a) et retourné (b), avec dedek normal (c) et retourné (d). Du 14 au 20, les boutures de b et d sont remises en position normale (base morphologique dans l'eau).

Le tableau XXVII donne les résultats: le nombre de racines par bouture et période de 4 jours.

TABLEAU XXVII.

Date:	1-4	5-8	9-12	13-16	17-20	21-24	25-38	29-1	2-5	6-9	Total
(a) agar pur, normal	0	0.2	0.3	0.1	0	0.2	0.3	0.3	0.6	0.8	2.9
(b) " " , inverse							1.8	1.4	1.0	1.2	5.4
(c) dedek, normal	0	0.3	2.4	0.5	0.4	0.4	0.5	0.3	0.5	0.6	5.9
(d) " " , inverse							0.6	1.5	2.3	1.4	5.8

Le tableau XXVII nous montre la différence normale entre (a) et (c), spécialement pendant les premières semaines. Ensuite, les contrôles ont formé de plus en plus de racines dès le I. IX; cette apparition de racines surpasse celle des boutures traitées avec dedek (voir p. 112). Sur les boutures inverses ne se forment que quelques racines: 5 sur 23 boutures jusqu'au 24; d'ailleurs elles sont mortes assez vite et ne sont pas marquées dans le tableau. Mais, à partir du 25, les racines se forment sur (b) et (d) tout près de la base morphologique. Il est bien curieux de voir que le nombre apparu sur (b), (c) et (d) est à peu près le même; pourtant je crois que c'est accidentel. Le résultat confirme notre attente: **Les segments retournés (b) perdent moins de rhizocaline que ceux, restés en position normale (a) . . (98)**

Le fait que les boutures inverses traitées par le dedek (d) n'ont pas donné plus de racines que celles avec agar pur (b), quoiqu'elles contiennent vraisemblablement plus de rhizocaline, est incompréhensible. Mais si on consulte les chiffres individuels (tableau XXVIII) pour chaque segment, il y a une réponse à cette question. Le tableau est divisé en 2 parties, la première contient les chiffres pour les boutures de la moitié apicale des branches, la seconde pour la moitié] basale. Les boutures apicales 1, 20 et 34 n'y sont pas comprises, comme aucune n'avait formé de racines.

Les segments d'une seule branche sont placés ensemble.

TABLEAU XXVIII.

Branches	Partie apicale				Partie basale			
	I	II	III	Moyenne	I	II	III	Moyenne
(a) agar pur, normal	5, 3	2, 3, 1	2	2.7	2, 3	8	3, 3	3.8
(b) " " , inverse	7, 8	4, 5	3	5.4	6, 6, 3	19	1, 3	6.3
(c) dedek, normal	4, 8	5, 5	3, 3	4.7	11, 11, 4	11	0	7.4
(d) " " , inverse	5, 7	5, 9	1, 1	3.8	8, 7	19	0	8.7

La première conclusion est, **que les boutures des parties basales des branches ont formé plus de racines que celles des parties apicales** (voir 87). Cette conclusion ne vaut que si les boutures basales n'ont pas une épaisseur trop grande. Cela se manifeste dans les tableaux XXII et XXIII. Les 18 premières boutures mentionnées dans le tableau XXIII ont été coupées de la partie basale d'une branche, dont la partie apicale donne les 30 boutures du tableau XXII. Mais, le diamètre des boutures basales est de 2–3 cm., donc beaucoup plus grand que celui des autres, qui était environ 1 cm. Le pouvoir de néoformation racinaire qui en résulte dans les deux parties est très différent: la basale ne donne que 4 racines par bouture, tandis que l'apicale en donne 6.

Une autre conclusion du tableau XXVIII est que les branches diffèrent considérablement, la branche III devrait être exclue des calculs. En ce cas, il y a une différence entre le nombre de racines sur (b) et (d): 7.2 et 8.6 racines. Donc la différence que nous avons attendue existe probablement, bien qu'elle soit moins prononcée qu'entre (a) et (c): 3.4 et 7.4.

IX. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les expériences sont toutes exécutées avec deux variétés d'*Acalypha Wilkesiana*. Les branches de cette plante sont coupées en fragments qui sont placés dans l'eau, chacun par la base, dans des conditions telles qu'ils peuvent bouturer. L'apparition de racines est utilisée comme critère de la présence d'un facteur spécial provoquant la néoformation de racines; *la rhizocaline*.

La rhizocaline est thermostable (86), évidemment insoluble dans l'éther (p. 140) et l'alcool méthylique (p. 140), en solution vraie dans l'eau (91); elle n'est pas un sucre (76) mais probablement de nature acide (93).

Elle est formée dans les feuilles adultes (66), (67) de plantes différentes (78), (79), (80), donc elle n'est pas spécifique pour une espèce végétale donnée. Les feuilles très jeunes ne la forment pas encore (68); les feuilles mourantes en libèrent une quantité considérable (69).

Les branches contiennent aussi un peu de rhizocaline mais ne la forment pas en quantités notables. En contact avec la plante entière, elles la perdent (70), (71); cet écoulement est à peu près arrêté pendant la saison humide (72).

Les bourgeons de plusieurs plantes accumulent la rhizocaline mais

ne la forment pas (66), (67), (81), (82). Elle existe également dans les extraits de graines d'orge et de riz (84), (90).

La rhizocaline ne provoque pas seulement la formation de racines sur branches, mais probablement aussi la formation de racines latérales sur racines (74), (75). Elle provoque aussi la néoformation de germes de racines (96).

Il y a une concentration optimale des extraits contenant la rhizocaline quant au nombre de racines formées (89). Les concentrations maximales provoquent aussi la formation précoce de racines; aux concentrations plus faibles, celle-ci est retardée (85).

La pénétration de la rhizocaline dans la branche à travers la coupure est assez lente (94). D'autre part, la rhizocaline disparaît rapidement par la coupure basale surtout dans les pétioles (77) et les parties les plus jeunes des branches; la néoformation est donc meilleure dans les boutures coupées des parties inférieures des branches (87). Si les boutures sont retournées, l'écoulement de la rhizocaline n'a pas lieu (98).

Le transport de la rhizocaline s'effectue dans le liber; il est rectiligne (95), rigoureusement polaire (97) et indépendant du transport des carbohydrates (73).

Donc la polarité dans la néoformation des racines est provoquée par le transport polaire de la rhizocaline (97).

Dans la diastase (maltine) et le son de riz, il y a, de plus, un facteur provoquant le gonflement du liber dénudé, mais il n'est pas en corrélation quantitative avec la rhizocaline (92).

Treub-Laboratorium

BUITENZORG.

Juin, 1932.

TROISIÈME PARTIE.

DISCUSSION DES RÉSULTATS OBTENUS DANS LES EXPÉRIENCES DE NÉOFORMATION RADICULAIRE CHEZ IMPATIENS BALSAMINA ET ACALYPHA.

Il nous paraît opportun de confronter nos résultats, non seulement avec ceux de nos prédécesseurs, mais aussi avec les faits que la nature nous donne à observer.

Nous diviserons cette partie en trois chapitres ¹⁾:

- I. La question de la formation des racines dans la littérature;
- II. La formation des racines dans la nature;
- III. La question de la rhizocaline.

I. LA QUESTION DE LA FORMATION DES RACINES DANS LA LITTÉRATURE.

Nous répétons un point important développé dans notre introduction : nous ne nous sommes occupés que de la néoformation des racines, nous abstenant de prendre en considération toute expérience et toute référence bibliographique où l'apparition des racines est due à un réveil végétatif de germes préexistants. De plus, comme le problème morphologique de la formation et de l'origine des racines est en somme mis au point à l'heure actuelle, nous ne nous étendrons pas ici sur l'exposé des travaux anatomiques qui ont abouti à la connaissance des structures des racines.

Ces travaux sur les racines commencés avec la mise au point progressive de la technique microscopique ont évolué à travers le siècle passé; ils ont connu leur apogée à l'époque de VAN TIEGHEM (1887, 144) et semblent aboutir aujourd'hui à une connaissance précise des connexions anatomiques les plus difficiles, grâce aux recherches de A. GRAVIS (1884—1898, 53, 54) et de CHAUEAUD (1911, 24).

1) Les chapitres I et II ont été rédigés par R. BOUILLENNE; le chapitre III par F. WENT.

Les documents sur les causes physiologiques de la formation des racines ne manquent point, bien qu'ils soient peu précis et souvent contradictoires. On connaît naturellement depuis très longtemps la „régénération” de racines sur les tiges, mais la littérature n'offre guère d'expériences vraiment scientifiques à ce sujet.

Cependant, on trouve assez loin dans le passé une première indication de l'existence de „*materia at radices promovenda*” matériaux substantiels devant exister dans la tige et rendant possible la formation des racines, AGRICOLA (1716, 1).

Une série d'auteurs, comme DUHAMEL [REDACTED] DUMONCEAU (1758, 37), KNIGHT (1801, 79), VON MOHL (1852, 150) ont admis à la suite d'expériences sur des tiges dont l'écorce était enlevée en anneau et où l'on voit les racines apparaître au-dessus de l'anneau, que les substances importantes dans la formation des racines adventives sur tige étaient tout simplement celles de la sève élaborée. VON MOHL a même ajouté de judicieuses considérations sur la nécessité d'un arrêt et d'une accumulation de la sève dans la formation des racines, expliquant que les racines adventives sont très souvent placées autour des noeuds par suite du ralentissement de la sève dans le réseau des anastomoses nodales.

HANSTEIN (1870, 66) poussant ce genre d'expériences plus loin, s'est étonné de constater que lorsqu'il pratique sur une tige deux annellations superposées de l'écorce, il se produit quand même des racines à l'endroit de l'anneau inférieur. Cet auteur précise, en outre, que le nombre des racines est en rapport avec la longueur de l'écorce laissée entre les deux anneaux, mais que cette corrélation n'existe pas toujours; elle ne se vérifie pas quand des feuilles apparaissent sur cette portion d'écorce. Evidemment ces faits, qui pouvaient paraître obscurs à cette époque, ne sont pas difficiles à interpréter à la lumière de nos conclusions sur la présence de la rhizocaline et de glucides le long du phloème d'une écorce, et sur la photosynthèse de ces produits dans les feuilles.

VOECHTING (1878, 147 et 1906, 149) s'est intéressé spécialement à la localisation des racines sur les boutures: les racines apparaissent d'ordinaire au bas d'un rameau placé dans l'air ou le sol, tandis que les bourgeons se développent vers l'extrémité supérieure. Cette localisation n'est guère modifiée par le renversement du rameau et l'action de la pesanteur; elle semble correspondre à des phénomènes complexes de polarité. VOECHTING signale qu'il convient, dans les racines

qui apparaissent, de faire une distinction entre celles qui se constituent en néoformation au moment de l'expérience et celles qui existent à l'état de germes. Ces dernières en effet peuvent s'être formées auparavant à la base d'un rameau — à un endroit qui devient précisément la partie supérieure d'une bouture — de telle sorte que, dans ce cas, l'exception n'est qu'apparente. Dans *Salix*, par exemple, seuls les rameaux âgés d'au moins quatre mois portent des germes de racines. Les rameaux plus jeunes n'en ont pas encore et lorsqu'on en fait des boutures, les racines en néoformation qui apparaissent se localisent à la base de la bouture.

Si l'on fait des boutures avec des rameaux très jeunes, ils pourrissent sans former de racines. Nous confirmons cette dernière observation et nous l'interprétons par l'occurrence d'un phénomène d'exosmose de substances plasmiques hors des tubes grillagés dans le liquide.

De plus, VOECHTING met en évidence le rôle que jouent les réserves nutritives par une expérience comme celle-ci: des rameaux de *Salix* pris en mai, portant déjà de jeunes bourgeons développés, sont disposés — la base dans l'eau — en deux lots, (le premier garde les bourgeons, dans le second les bourgeons sont coupés). Dans le premier lot, un certain nombre de pousses ont péri au cours de l'expérience et il en résulte un nombre de racines moindre que là où les pousses avaient été coupées au début. L'auteur conclut que les pousses, n'étant mortes qu'après avoir épuisé une partie des réserves, sans en avoir créé de nouvelles par leur activité, ont laissé moins de possibilité au développement radiculaire.

A la suite de ses observations remarquables, VOECHTING a formulé une théorie sur la formation des racines et sur le bouturage dans la pratique. Nous reprendrons quelques points de cette théorie dans notre discussion sur la rhizocaline (p. 162).

Avec le grand physiologiste SACHS (1882, 125), nous arrivons aux points de vue actuels de la physiologie végétale. On peut dire que, dans ce domaine, SACHS a été un précurseur. Il admet en effet l'importance pour la formation des racines de l'existence de produits chimiques particuliers agissant sur les cellules, substances formatrices de racines, différentes des substances nutritives proprement dites.

La formation des racines, d'après lui, est un phénomène particulier, la nutrition un phénomène généralisé. SACHS n'a cependant pas fait de distinction entre initiation et croissance de racines. Il imagine que les mêmes substances sont actives dans ces deux phénomènes. Il croit, en

outre, et ici nous lui donnons confirmation, que ces substances sont synthétisées dans les feuilles sous l'action de la lumière. Pour lui, la pesanteur orientant la circulation vers le bas fait apparaître les racines dès que l'on découpe un anneau d'écorce. Nous avons, de notre côté controuvé cette hypothèse: la circulation basipète des substances formatrices est peut-être aidée par la pesanteur mais ne peut-être inversée; et nous avons proposé dans nos conclusions (voir pages 53 et 127) une manière d'interpréter cette constatation.

BEYERINCK (1887, 7) professe approximativement la même opinion que SACHS sur l'influence d'une modification dans le courant circulaire de la sève élaborée et d'une stimulation quelconque par des substances nutritives. Mais nous ne savons pas si BEYERINCK s'est fait une opinion sur le point suivant: l'action stimulatrice s'adresse-t-elle uniquement à des cellules prédestinées ou bien déclanche-t-elle l'initiation d'une racine sur n'importe quelle cellule?

Cependant, il est le premier auteur qui signale qu'il existe des places prédestinées morphologiquement par rapport à la sève: les bourgeons apparaissent là où l'eau montante est arrêtée et les racines se montrent sur la route de la sève descendante.

A cette époque, on sait de mieux en mieux, grâce aux travaux des anatomistes, ce qu'il faut entendre par racines. Leur structure est éclaircie. Leur origine endogène, la disposition des radicules en face des pôles ligneux est admise; les connexions entre tiges jeunes et racines adventives sont découvertes en même temps que le rôle du cambium des tiges âgées dans la formation de ces dernières (TRECUL, 1846, 139), (CLOS, 1884, 28), (NAEGELI, 1868, 105), (GUILLARD, 1869, 58), (REINKE, 1871, 122), (JANCZEWSKI, 1874, 73), (FLAHAULT, 1877, 42), (CORNU, 1881, 32), (MANGIN, 1882, 95), (LEMAIRE, 1886, 87), (VAN TIEGHEM, 1887—1889, 144, 145).

Le problème de l'origine des racines se pose avec une préoccupation de plus en plus marquée pour le point de vue physiologique (LESAGE, 1891, 88). Dès que les auteurs ont étudié le mode d'apparition des racines, ils se sont trouvés en présence des phénomènes de polarité et de la formation concomittante des bourgeons (KNY, 1894, 82).

GOEBEL, dans les dernières publications et dans celles de son école continue à professer que ce sont les matières nutritives qui sont responsables de la néoformation radiculaire (GOEBEL, 1902, 1903, 1905, 49, 50).

Pourtant, on peut immédiatement soulever deux objections: s'il s'agit uniquement de nutrition, comment expliquer la localisation diffé-

rentielle des racines et des bourgeons, en d'autres termes, la polarité; et si, admettant qu'une nourriture identique provoque, dans des cellules spéciales, une différenciation respectivement en racines ou en bourgeons, comment comprendre que le hasard d'une coupure dans la tige faite un peu plus haut, ou un peu plus bas peut déclencher l'apparition soit de bourgeons, soit de racines.

D'ailleurs MAC CALLUM (1926, 94) dans l'étude de certains phénomènes de régénération constate qu'il n'y a aucun rapport entre la quantité de substances nutritives et la régénération, puisqu'il y a quand même régénération lorsque les organismes sont affamés.

KUPFER (1907, 85) pourtant, semble donner des preuves, que, chez *Commelina*, la formation de racines n'a pas lieu sur plantes jeunes à la lumière, tandis qu'elle a lieu dans les mêmes conditions sur plantes vertes et il interprète ses résultats, en disant que les racines dépendent de la nutrition. Mais 1°), nous ne sommes pas sûrs qu'il y ait eu réellement déficience nutritive car les plantes seraient mortes et il ne nous en dit rien; 2°) nous constatons qu'en réalité, si l'auteur a mis en jeu le phénomène chlorophyllien de la photosynthèse, il ne lui est pas possible de séparer la synthèse de substances alimentaires de celles de produits spéciaux et enfin 3°) VAN DER LEK (1925, 142) ayant donné à des boutures diverses un supplément de sucres et de peptone n'a pas obtenu de résultats positifs.

Nous pensons, comme SACHS, que ce qui manque est autre chose que des substances nutritives et est fabriqué par photosynthèse dans les feuilles vertes.

L'idée de substances spéciales, après qu'elle fut énoncée pour la première fois par SACHS, subit un effacement à peu près complet jusqu'au moment où elle reparut à la suite de la découverte en biologie générale du rôle des hormones. D'abord, il y eut, les Wundhormonen de HABERLANDT et de son école, WEHNELT (1927, 160); puis les hormones de croissance de F. A. F. C. WENT, de F. WENT (1928, 162) et de l'école d'Utrecht; SOEDING (1932, 134), CHOLODNY (1931, 25), DOLK H. E. et THIMANN K. V. (1932, 39); enfin, les substances spéciales encore indéfinies que LOEB a supposées dans la tige de *Bryophyllum* (1917, 91), fonctionnant comme une hormone formatrice de racines et que VAN DER LEK (1925, 142) signale également; substances postulées plus récemment par F. W. WENT (1929, 163) dans *Acalypha*, par F. A. F. C. WENT (1930, 164) dans *Bryophyllum* et dont l'existence dans *Salix* est entrevue par BOUILLENNE et BELTCHEVA (1930, 1932, 15bis).

Ces considérations nous amènent à l'excellente étude de VAN DER LEK (1925, 142) qui traite dans son ensemble la question de la formation de racines sur boutures. L'auteur confirme sur *Vitis vinifera*, *Salix*, *Populus*, *Ribes*, les faits anatomiques des auteurs précédents et la distinction qu'il y a lieu de faire entre racines préformées et racines nouvelles. Il donne d'autre part une bibliographie complète de la question. A ce travail, nous nous arrêterons longuement aux expériences réalisées au point de vue de la physiologie des néoformations radiculaires.

Une première constatation de VAN DER LEK nous intéresse beaucoup. Des boutures faites avec des rameaux d'une même espèce sont détachées de la plante à des époques différentes de l'année et mises en expérience :

les boutures prises fin octobre manifestent un grand nombre de racines en néoformation (VAN DER LEK montre qu'il ne s'agit pas de germes préformés). Ces racines se forment avec la même abondance qu'il y ait ou non des bourgeons ;

sur les boutures prises fin novembre, la néoformation des racines est plus petite et dans ce cas se réalise uniquement en présence de bourgeons. Si l'on enlève ceux-ci, il n'y a pas de racines ;

les boutures prises en février ne donnent pas de racines du tout, même si les bourgeons sont maintenus ; mais, lorsque les bourgeons se sont développés et qu'ils portent des branches feuillues, on voit apparaître des racines.

Cette série de VAN DER LEK nous permet de conclure : il y a dans les branches en automne, après que les feuilles sont tombées, une grande quantité de substances spéciales et de réserves nutritives ; ces réserves se maintiennent à peu près intactes jusqu'au printemps ; mais la substance spéciale disparaît peu à peu d'abord des branches, ensuite des bourgeons au repos ; elle est constituée par photosynthèse dans les feuilles adultes.

Nous devons à présent nous demander ce que devient cette substance pendant l'hiver : est-elle transportée ou bien disparaît-elle ?

Elle peut, en hiver tout au moins, rester un certain temps dans une branche coupée. Lorsque la branche demeure en contact avec la plante-mère, il n'en est pas ainsi ; il semble bien qu'elle soit transportée vers les régions inférieures ; c'est ce que l'on peut conclure des diverses observations précédentes.

D'autre part, en hiver également, les substances nutritives doivent pouvoir être transportées vers les racines car CRIDER (1930, 33) a signalé un allongement des racines durant cette saison.

Enfin, nous pouvons, à la lumière de notre point de vue, interpréter l'expérience (4) de VAN DER LEK dans laquelle celui-ci n'a pas pris position et dont il n'a point suggéré d'interprétation.

Voici l'expérience 4:

Quatre boutures de deux nœuds chacune sont disposées par groupes de deux,

1. Dans le premier groupe, on empêche les bourgeons du nœud in-



Fig. 22



Fig. 23

férieur de se développer, seuls se développent les bourgeons du nœud supérieur; les racines sont très nombreuses, épaisses, serrées et disposées à partir de la coupure vers le haut (voir fig. 22) (quand le bourgeon est faible, il y a moins de racines et elles apparaissent vers le milieu de l'entrenœud).

2. Dans le deuxième groupe, on empêche le développement des bour-

geons du nœud supérieur; les bourgeons inférieurs seuls se réveillent et poussent; les racines sont maigres et peu nombreuses. (Voir Fig. 23.)

Nous croyons que les bourgeons supérieurs ont surtout utilisé les réserves de l'entrenœud supérieur et que, d'autre part, les bourgeons inférieurs se sont trouvés au départ, en compétition avec les racines dans la répartition des réserves de l'entrenœud inférieur; ils ont été constitués en déficience alimentaire comme les premières racines elles-mêmes; ils ont fonctionné moins vigoureusement que ceux du nœud supérieur dès qu'ils purent élaborer les substances nouvelles dans les feuilles; ils sont en retard par rapport aux précédents.

Jusqu'à présent, nous avons passé en revue les observations des auteurs qui se sont préoccupés en premier lieu de facteurs internes. Quels sont les facteurs externes qui ont de l'influence sur la néoformation des racines?

La tension d'oxygène dans le liquide ou le sol est manifestement d'importance. Les racines se localisent au-dessus de la zone d'où l'oxygène est absent. BOEHM (1867, 10), KLEBS (1904, 78), KUESTER (1904, 86), ZIMMERMAN (1930, 1931, 171, 172). Ce dernier, par exemple, n'observe pas de néoformations de racines sur des boutures de *Salvia* et de *Salix* lorsqu'elles plongent dans une eau profonde (20 cm). Cependant, dans certains cas, les racines apparaissent près de la surface aérée de l'eau.

En eau peu profonde (5 à 12 cm.) des racines se montrent, qui ne se forment pas dès que la surface est recouverte d'une pellicule de paraffine liquide.

L'oxygène est donc absolument indispensable. Cette conclusion prend une évidence supplémentaire à la suite de l'expérience où ZIMMERMAN provoque des racines en eau profonde ou bien sous un voile d'huile de paraffine en faisant barbotter de l'oxygène ou bien en ajoutant un peu d'eau oxygénée.

De notre côté, nous confirmons sur *Impatiens Balsamina* les faits de la nécessité de l'oxygène; nous avons constaté, en atmosphère contenant une teneur d'oxygène de 40% à la pression atmosphérique, que les racines ont une tendance à se former au-dessus de la surface du liquide. Mais, nous ajoutons que, dans le mécanisme de la néoformation, le métabolisme cellulaire utilise l'oxygène et fait produire à une quantité donnée de rhizocaline le nombre maximum de racines.

Il semble bien en outre, qu'en l'absence d'oxygène, l'utilisation des

sucres ne se passe pas normalement et que ce fait ne permet pas à la rhizocaline de réaliser ses possibilités. Peut-être enfin, cette substance spéciale n'est-elle pas aisément transportée dans les portions de tiges ou de racines qui sont mal aérées ?

Dans tous les cas, un certain nombre de dispositions écologiques observées dans la nature montrent que les racines se ramifient abondamment au-dessus des zones dépourvues d'oxygène.

Le milieu, dans lequel la plante a vécu avant que l'on n'en prenne des rameaux en vue du bouturage expérimental, a été examiné par REID (1926, 20). L'auteur a cultivé des tomates en présence de quantités variables de glucides et de composés azotés, puis a mesuré l'effet de ces produits sur la néoformation des racines :

- 1) Une grande abondance de carbohydrates provoque beaucoup de racines adventives sur les segments de tiges ; quand, en même temps, il y a une grande quantité de composés azotés, les racines sont ramifiées et un peu longues, tandis qu'avec une petite quantité de ceux-ci, les racines restent courtes et ne sont pas ramifiées ;
- 2) Une petite quantité de carbohydrates, ayant agi sur la plante, produit dans les boutures peu de racines ; si les produits azotés ont été concentrés, les racines n'ont pas de ramifications ; s'ils ont été dilués, il y a peu ou pas de racines.

Dans une publication plus récente, REID (1929, 121) établit pour des plantules diverses que l'azote n'a pas d'influence sur la formation des racines.

L'influence des carbohydrates est indéniable : les tiges de tomates munies de réserves abondantes ont réalisé un nombre de racines maximum. Nous avons pu, nous aussi dans *Balsamina*, montrer combien la réserve sucrée joue un rôle important, rôle limité doublement par la quantité de complexes fermentaires et par la réserve de rhizocaline. Dans le cas de tomate, nous croyons que les sucres ne jouent pas le rôle essentiel mais permettent à une certaine dose de rhizocaline incluse dans les boutures de réaliser toute son action.

Il en est de même dans le cas des observations de M. CARLSON (1929, 22, 23) sur les boutures de deux rosiers *Dorothy Perkins* et *American pillar* dans lesquelles l'auteur a pratiqué des coupes anatomiques et a analysé le contenu des tiges en amidon. Il n'y a pas de différences de structures particulières dans ces deux variétés.

Mais *Dorothy Perkins* (voir Fig. 24) se propage aisément, car les segments de tiges font des racines : le phloème contient une grande

quantité d'amidon et il en reste encore après la période de néoformation des racines; et *American pillar* ne parvient pas à s'enraciner: le phloème ne contient plus guère d'amidon à l'époque de l'année où se pratique ordinairement le bouturage.

Pour *American pillar*, il y a déficience de carbohydrates au moment où la rhizocaline pourrait intervenir.

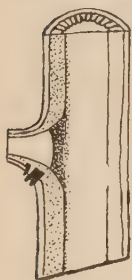


Fig. 24

Le pointillé indique les quantités relatives d'amidon.

CURTIS (1918, 34) nous donne une fort intéressante série d'expériences sur des boutures de *Ligustrum ovalifolium* qu'il a traitées directement par l'action de produits chimiques. Ici, la plante entière ne subit pas d'influence préalable. Les boutures sont placées dans des solutions diverses.

Les solutions minérales nutritives ne donnent pas de bons résultats, nous avons également constaté ce fait.

Des solutions de permanganate potassique appliquées comme suit:

solution 2^o/₀ pendant un jour ou bien solution 1¹/₂^o/₀ pendant 5 jours, ou bien encore, solution 1¹/₁₀^o/₀ pendant toute la durée de l'expérience (deux à trois semaines) donnent d'excellents résultats; il y a cinq fois plus de racines que sur les témoins. Le genre d'action de cette substance est assez troublant, car les boutures, hors l'augmentation des racines, ne montrent aucun changement au point de vue microchimique; elles contiennent tout comme les témoins un excès de sucres. De plus, qu'elles soient traitées ou non, leur comportement reste le même, en automne, époque à laquelle elles font des racines immédiatement et en hiver où elles n'en forment que lorsque les bourgeons ont poussé. CURTIS démontre ce phénomène par une planche admirable (p. 84 de son travail) et confirme du même coup les observations analogues d'un grand nombre d'auteurs précédents.

Le permanganate a-t-il une action stimulatrice particulière? A peine, puisque le temps d'apparition des racines sur les boutures expérimentales et sur les témoins n'est pas très différent: il est un peu plus court après l'action du produit, mais le chlorure mercurique, la formaldéhyde, l'*uspulung* (Bayer) ont le même effet sur n'importe quelle germination (POPOFF, 1924, 112).

Le texte de l'ouvrage de CURTIS nous permet d'établir un rapport de faits intéressants que l'auteur n'a pas relevés (tableau V). Les boutures prises au début de l'hiver et traitées par le permanganate commencent par former des racines, les bourgeons se réveillent puis

ou moins longtemps après; tandis que les boutures prises après l'hiver montrent "an accelerated topgrowth", les bourgeons se développent d'abord, les racines ne viennent qu'après.

Le produit peut-il comme l'auteur le pense affecter la période latente des bourgeons et modifier les corrélations entre bourgeons et racines? Après quelques expériences (bains chauds), l'auteur en arrive à conclure que les racines ne se développent pas aux dépens des bourgeons.

Cependant, nous pensons que ces essais n'ont pas été faits avec un matériel homogène. Les boutures n'ont pas été expérimentées au même moment de l'hiver; mais les unes au début de la période latente, les autres à la fin. Au début, dans les boutures, il y a, avec beaucoup de glucides, une certaine quantité de rhizocaline qui disparaît peu à peu. Le permanganate a stimulé la néoformation raculaire sans réveiller les bourgeons. A la fin de l'hiver, la rhizocaline a disparu; il ne peut y avoir de développement raculaire... sauf, nous l'avons déjà dit, qu'après le réveil des bourgeons et la photosynthèse dans les feuilles vertes. Nous ne croyons pas qu'il soit possible de formuler des conclusions valables sur l'action du permanganate dans les corrélations entre bourgeons et racines.

D'autre part, l'auteur se pose la question de savoir si le permanganate a une influence sur la formation des racines?

La littérature signale des cas où ce produit, fonctionnant comme oxydase, peroxydase ou catalase, provoque une accélération des oxydations cellulaires. CURTIS ne donne cependant à ce sujet aucune expérience personnelle, mais formule de simples suggestions.

L'un de nous dans des travaux antérieurs a mis en évidence l'importance du jeu des oxydations cellulaires dans le métabolisme végétal. Des expériences réalisées sur *Brassica Napus* ont permis de déterminer une des causes les plus importantes, probablement la cause essentielle de variations dans les intensités respiratoires, aussi bien que dans la nature des échanges gazeux, (R. et M. BOUILLENNE-WALRAND, 1926, 16); il s'agit du degré d'imbibition des tissus.

Depuis longtemps, nous avons été frappés des conséquences générales de ces divers modes respiratoires imposés par la teneur en eau et nous avons tenu à nous assurer dans le problème de la néoformation des racines du rôle éventuel de l'intensification des oxydations cellulaires. Au lieu du permanganate, nous avons préféré utiliser une augmentation de la tension d'oxygène (pression atmosphérique étant maintenue) et nous avons obtenu des résultats remarquables.

Enfin, CURTIS, (p. 116, 34) expérimente les effets de la nutrition organique des boutures sur les phénomènes radiculaires.

Des rameaux de *Ligustrum* pris en août avec 6 feuilles sont placés avec leurs feuilles dans des solutions de sucre de diverses concentrations; puis les feuilles sont enlevées et les boutures mises à l'eau. L'auteur constate une grande stimulation dans l'apparition des racines.

Cette constatation semble défavorable à notre thèse; mais, nous apercevons d'après la fig. 7 de l'auteur que les bourgeons ont pris, dans les boutures ayant subi l'action du sucre, un plus grand développement que dans les témoins à l'eau; et, en outre, que le rapport est direct entre le développement des nouveaux bourgeons et le nombre des nouvelles racines, qu'il y ait eu du sucre ou non; bien plus, tous les témoins dans l'eau, qui ont émis quelques feuilles, ont des racines (p. 95). Il semble que ce n'est pas le sucre qui intervienne directement dans la formation des racines; si, d'une part, nous pouvons supposer que des branches coupées en pleine végétation au mois d'août sont gorgées de réserves sucrées et possèdent, grâce au travail antérieur des feuilles, une certaine quantité de rhizocaline capable de provoquer des racines, d'autre part, nous devons nous demander comment il se fait que les boutures sans feuilles nouvelles ne font point de racines?

Nos travaux sur *Acalypha* et *Cacalia* indiquent bien nettement que lorsqu'on travaille avec des rameaux jeunes (c'est le cas pour *Ligustrum*) une importante diffusion de substances organiques a lieu dans le liquide. Les boutures témoins dans l'eau perdent, selon nous, une grande partie des réserves sucrées et de la rhizocaline. Le séjour préalable des boutures dans des solutions sucrées expérimentales a ralenti cette diffusion et permis aux nouveaux bourgeons de se développer et de reconstituer rapidement les pertes de substances.

Des expériences récentes de SWINGLE (1929, 136) sur les effets de la température, de courants d'air et d'oxygène ne seront pas discutées ici, car l'auteur annonce lui-même que les boutures de pommiers et de saule qu'il a utilisées portent des germes préformés de racines.

Enfin, ZIMMERMAN et HICHTCOCK (1929, 172, 173) signalent que différents individus d'une même espèce manifestent des inégalités dans le nombre des racines que forment les boutures, et qu'il y a lieu de tenir compte des différences physiologiques individuelles. Malheureusement, les auteurs ne donnent pas de renseignements précis. Il font, en outre, remarquer que *Ilex verticillata*, espèce qui, comme on sait,

perd ses feuilles annuellement, forme des racines même lorsque les rameaux n'ont pas de feuilles. Nous sommes heureux de trouver dans ce fait une confirmation de notre point de vue.

En effet, nous pensons que les arbres qui perdent leurs feuilles chaque année accumulent dans leurs tiges, leurs bourgeons, des substances nutritives diverses et de la rhizocaline, tandis que les arbres qui n'ont pas cette périodicité sont fort souvent, dans ces mêmes organes, dépourvus de réserves.

Une mention spéciale doit être faite aux conceptions de l'anatomiste français CHAUVEAUD (1921, 24^{bis}) dont les recherches d'anatomie végétale l'ont amené à considérer le végétal comme constitué de deux membres: feuilles et racines.

L'auteur prend position contre les théories caulinaires qui attribuent à la tige une origine primordiale et une individualité complète, les théories foliaires qui attribuent à la feuille une prépondérance plus ou moins grande dans la formation de la tige et les théories phytonaires qui attribuent à la tige et à la racine une origine commune résultant de la fusion de parties élémentaires appelées *Phytons* et il substitue à ces diverses théories, sur la base d'observations ontogéniques à partir de l'œuf, une unité fondamentale qui paraît avoir été commune à toutes les plantes vasculaires. Cette unité fondamentale est une plante en miniature constituée de deux parties distinctes: feuille et racine et à laquelle il a donné le nom de *phyllorhize*.

Cette manière de voir, bien qu'établie sur des données purement anatomiques s'éclaire dans une certaine mesure par nos expériences physiologiques: la rhizocaline, substance élaborée dans les feuilles, transloquée en direction uniquement basipète a une action directe sur certaines cellules d'une partie quelconque de plantes, hypocotyles, pétioles ou tiges et provoque au sein de ceux-ci une formation de racines.

II. LA FORMATION DES RACINES DANS LA NATURE.

L'hypothèse de la rhizocaline, supportant le contrôle de la littérature scientifique qui se rattache à ce sujet, doit pouvoir être confrontée avec les faits observés dans la nature et donner à certaines dispositions écologiques particulièrement curieuses une interprétation simple.

Nous ne nous arrêterons pas à discuter si telle organisation est utile ou inutile à l'espèce. Ce problème de l'adaptation dépasse le champ de pure expérimentation que nous nous sommes tracé; mais

nous désirons examiner la véracité de notre point de vue sur des plantes soumises au libre jeu des forces naturelles :

1) existence de la rhizocaline, 2) sa photosynthèse dans les feuilles vertes à la lumière, 3) sa circulation normalement basipète et 4) (en présence de sucres et de complexes fermentaires en suffisance), son entrée en action sous forme de nouvelles racines dès qu'il y a ralentissement ou arrêt de sa translocation le long des tiges et des racines.

Lorsque nous énonçons que la rhizocaline est élaborée dans les feuilles, nous n'entendons point limiter cette photosynthèse catégoriquement aux feuilles, il nous paraît évident que dans les plantes aphylls, les Cactacées, par exemple, ce rôle de synthèse est dévolu aux parties vertes des tiges — et même des fruits. Rien d'étonnant à ce que les fruits d'un *Opuntia* à péricarpe vert et à maturation lente rencontrés par l'un de nous (dans le désert de l'Arizona près de Tucson — BOUILLENNE) puissent former des racines après leur chute (Photo 10).

Nous avons montré expérimentalement, provoquant des néoformations de racines dans des endroits prévus, que la circulation de la rhizocaline est normalement basipète, qu'elle est ralentie par l'horizontalité et arrêtée par le retournement d'un hypotocyle, d'une branche ou d'une racine. La simple courbure d'un de ces membres peut donner le même résultat.

Dans la nature, nous trouvons réalisés spontanément des cas analogues à ceux de nos expériences ; la situation et le comportement des racines confirment nettement notre point de vue.

Nous choisirons, de préférence, nos exemples parmi les plantes équatoriales, car celles-ci montrent à l'air libre les dispositions caractéristiques de leurs racines alors que les plantes d'Europe développent ces organes sous la surface du sol. La forêt vierge est un milieu idéal pour les observations de contrôle que nous voulons entreprendre. Les racines apparaissent partout et se développent abondamment dans l'atmosphère de chaude humidité qui environne le sous-bois.

Les plantes herbacées et arbustives, les plantes épiphytes, les lianes, les arbres, tout ce monde végétal pullule, croît, grimpe, développe un appareil racinaire pléthorique varié, les racines aériennes pendent en draperies serrées (voir Photos 11, 12), les racines en palettes des grands arbres barrent le chemin, on s'accroche aux racines-échasses, on butte contre les racines rampant à la surface et qui font saillie, par places, sous les feuilles mortes.

Le sentier est comme un tunnel qu'il faut ouvrir à coups de sabre

d'abattis pas à pas dans la densité du fouillis forestier. Dans ces conditions, il arrive que l'on tranche des tiges de lianes et des racines aériennes de plantes diverses. Lorsque l'on revient au même endroit, quelque temps après, on constate qu'une masse de racines est née au niveau de la coupure et s'allonge vers le bas, aussi bien dans le cas de la tige de liane qui est restée pendue par ses ramifications feuillées aux cimes des arbres, que dans celui de la racine aérienne encore attachée par le haut à la plante épiphyte qui l'a formée.

Ces cas correspondent, en somme, à ceux de nos boutures auxquelles les feuilles sont laissées: substances nutritives et rhizocaline élaborées abondamment et circulant vers le bas sont arrêtées par la coupure. Dans l'air, celle-ci se cicatrise rapidement (il n'y a pas de perte par exosmose), les racines en néoformation abondent et elles se développent aussitôt.

Si le couteau d'abattis arrache un fragment de l'écorce d'un arbre, la lèvre supérieure de la blessure forme un cal dans lequel on trouve un grand nombre de germes de racines, pouvant rester à l'état latent ou se développer tout de suite.

Beaucoup d'espèces d'arbres montrent spontanément un grand nombre de racines aux nœuds et aux entrenœuds de leurs tiges et branches (voir Photo 13).

Ce phénomène se marque d'une manière particulièrement évidente sur les branches placées horizontalement. Cette position a pour effet de ralentir ou d'arrêter même le transport des complexes plasmiques et de la rhizocaline. Ces produits réalisent sur place le mécanisme de la néoformation radiculaire. Les exemples de plantes herbacées à citer sont multiples (*Elatostemma* pour les régions chaudes, nombreuses espèces à rhizome rampant pour les régions tempérées). L'exemple le plus saisissant est celui de *Ficus elastica*, dont les branches horizontales laissent descendre sur toute leur longueur de magnifiques racines en ligne. Ces racines s'épaississent dès qu'elles atteignent le sol. Les branches ainsi posées comme sur pilotis finissent à la longue par s'isoler du tronc et continuent à s'allonger au loin, supportées uniquement par leurs racines (voir Photo 14).

Le même phénomène se produit lorsque troncs et branches sont légèrement inclinés (voir Photos 15, 16): ils se couvrent de racines adventives. Le point de rencontre des branches avec le tronc et des branches entre elles correspond également à une formation abondante de racines. Celles-ci peuvent devenir très épaisses (voir Photos 17, 18),

ou bien, lorsqu'elles n'arrivent pas à atteindre le sol, elles restent minces, mais alors elles sont extrêmement nombreuses (voir Photo 19).

Dans certaines espèces de *Pandanus* (*P. labyrinthicus*) on peut voir l'influence de l'horizontalité des branches et des racines elles-mêmes sur la localisation des racines latérales (voir Photo 20).

On trouve aussi dans la nature des arbres dont les branches s'inclinent sous leur poids, entrent en contact avec le sol par leur extrémité et s'enracinent. C'est le cas tout à fait habituel chez *Hibiscus tiliaceus*, arbre qui vit sur les *restingaes* (dunes plates) de Java (voir Photo 21). C'est le cas également chez de vieux arbres des régions tempérées (platanes, noyers) qui, ayant atteint un âge extrêmement avancé, se marcottent spontanément par les branches inférieures. Nous avons pu examiner ce phénomène extrêmement intéressant dans le Parc qui environne le Palais Royal de Laeken en Belgique et dans le Jardin Botanique de KEW en Angleterre. MOLISH signale aussi le même phénomène sur *Ginkgo biloba* au Japon. Ce qui dans les arbres valétudinaires est une exception, se réalise chaque année pour les tiges de *Rubus* div. sp.. Pendant la fin de l'été et le début de l'automne, cette plante manifeste un allongement considérable de la tige, qui, tout en portant des feuilles, devient grêle et se courbe vers le sol; l'extrémité s'y enracine.

Dans les serres du Jardin Botanique de Liège, nous avons l'occasion de voir régulièrement un plant de *Chlorophytum comosum* dont les hampes d'inflorescence, devenant trop longues pour supporter leur poids, pendent en bordure des tablettes; de petits bourgeons feuilles se développent parmi les fleurs et portent secondairement, dès que les feuilles deviennent grandes, de longues racines tubérisées (voir Photo 4).

Tous ces cas ont en commun une position inversée de la tige. Les tiges, ou les bourgeons comme dans *Chlorophytum*, sont munis de feuilles fonctionnelles. La rhizocaline et peut-être aussi les substances nutritives élaborées sont arrêtées dans leur circulation normale vers les racines et s'accumulent en ces endroits où apparaîtront les racines.

Toute complication dans les voies du système anatomique circulaire et le parcours des faisceaux doit produire le même résultat. Chaque nœud de tige est le siège de remaniements vasculaires avec anastomoses transversales des faisceaux descendants des feuilles supérieures, ce qui provoque un ralentissement considérable dans la circulation.

Rien d'étonnant qu'à chaque nœud il y ait des racines adventives, soit qu'elles existent à l'état de germes tôt formés, mais latents, soit qu'elles se développent. Elles naissent en général, un peu au dessus du nœud car elles sont le résultat de l'action non pas des substances venant de la feuille directement insérée au nœud considéré, mais de celles que transportent les faisceaux des feuilles insérées plus haut sur la tige (voir Fig. 25) ¹⁾.

Dans les plantes dressées, à croissance lente, les racines adventives sont groupées dans le nœud autour du point où viennent aboutir et s'anastomoser les faisceaux principaux (dans certains cas, le faisceau médian) de la feuille située un certain nombre de nœuds plus haut; ce nombre dépend de la formule phyllotaxique de l'espèce considérée (voir fig. 25). Il arrive même, comme chez *Aloe*, dont les feuilles sont très épaissies à la base, que les racines adventives du nœud, pour peu qu'elles soient amenées à s'allonger, doivent traverser les tissus parenchymateux de la feuille avant d'apparaître à l'extérieur.

Cependant, dans les plantes à longs entre-nœuds et à circulation rapide (lianes, Aracées épiphytes), la situation des racines est moins précise au niveau de la feuille; elle dépend de la position de la tige par rapport à la pesanteur. Ainsi, la racine peut se montrer, au nœud, dans l'aisselle d'une feuille ou en face de celle-ci, montrant par là le caractère labile de l'élément qui provoque la formation des racines.

Les connexions anatomiques entre branches principales et ramifications provoquent également un ralentissement de la circulation. L'apparition de racines en de semblables endroits coïncide d'une manière générale, avec ce phénomène (voir Fig. 26), et provoque aussi des dispositions particulières, qu'il s'agisse du raccord entre rhizomes et tiges aériennes dressées, comme chez les Bambous, où les racines se forment aux nœuds inférieurs de la tige aérienne en telle abondance qu'on ne peut plus apercevoir ceux-ci, ou bien qu'il s'agisse du point de rencontre des grosses branches avec le tronc, comme par exemple chez les *Ficus* (voir Photos 15 à 18), chez les *Pandanus* div. sp. (voir Photo 22) et aussi, d'une manière très évidente, dans le cas accidentel

1) On voit (à g. Fig. 25) qu'à chaque nœud un certain nombre de faisceaux externes s'anastomosent avec des faisceaux voisins, soit directement, soit par l'intermédiaire d'un réseau gemmaire transversal (horizontal). C'est à l'endroit de ces diverses anastomoses que prennent naissance les racines adventives (marquées Rc. dans la figure 25). Les faisceaux internes (à dr. Fig. 25) ne sont pas en rapport avec les racines adventives.

de ce *Pandanus furcatus* dont la tige fut brisée: à l'endroit où une ramification importante s'est développée, sur la base de celle-ci, des racines-échasses nouvelles ont apparu (voir Photo 23), ou bien encore, qu'il s'agisse comme chez les Pommiers, de la rencontre de deux branches provoquant un encombrement accidentel de la circulation et une intumescence particulière que l'on croyait d'origine parasitaire, mais que KNIGHT et d'autres ont expliquée: c'est le Burr-Knot aparasitaire duquel poussent de nombreuses racines dès que les conditions extérieures le

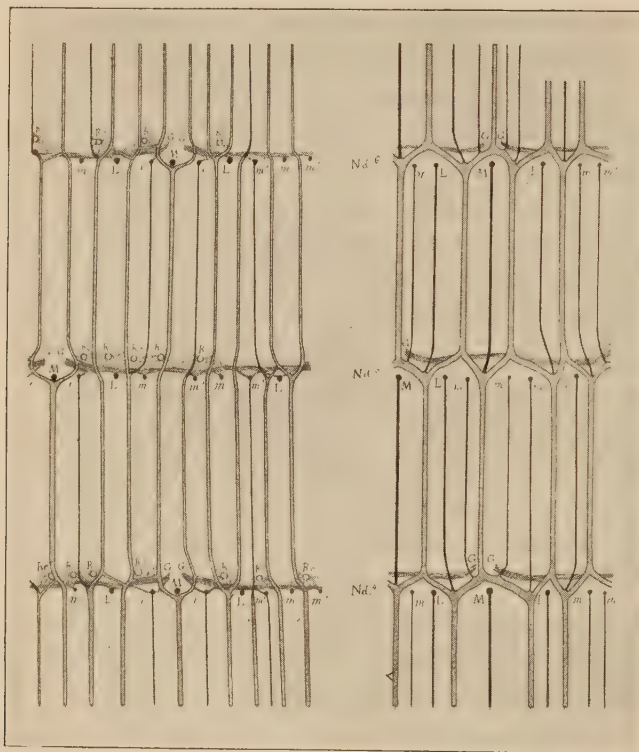


Fig. 25.

Schémas des parcours des faisceaux externes (à g.) et des faisceaux internes (à dr.) dans la tige de *Tradescantia fluminensis* Vell. (d'après GRAVIS), (voir note 1, p. 147).

permettent et qui est constitué par la prolifération d'un réseau radicifère excessif. De ces intumescences, il ne se forme jamais de bourgeons, mais uniquement des racines. Le Burr-Knot existe également chez *Acalypha*, dans les branches pendantes et dans celles qui ont poussé très lentement, étouffées à l'intérieur de la ramification serrée

de l'arbuste. Nous l'avons noté aussi chez *Canarium edule* du Jardin Botanique de Buitenzorg.

Tout resserrement du diamètre de la tige ralentit la circulation vers le bas et amène sur les nœuds et même les entrenœuds qui sont situés au dessus une formation de racines: au cours de la germination, la tige des plantules débute par un diamètre étroit et des entrenœuds très courts; peu à peu, le processus du développement s'amplifie et son diamètre s'accroît jusqu'à ce qu'il ait atteint la taille adulte. A partir de ce moment, ou, si l'on veut, à partir de ce niveau, le diamètre est d'ordinaire constant, de sorte que les produits élaborés par les feuilles insérées sur les portions de tiges à large diamètre rencontrent vers le bas des portions de tiges à diamètre de plus en plus étroit et entrenœuds de plus en plus rapprochés. Chez les Dicotylées, la formation de tissus vasculaires secondaires cache le petit diamètre des tissus primaires des tiges et corrige leur insuffisance circulatoire; tandis que chez les Monocotylées, la disposition inchangée de la structure primaire juvénile produit ses conséquences: des racines en nombreux germes placées aux nœuds (voir Fig. 26).

La Canne à sucre nous en donne une démonstration trop connue pour que nous ayons besoin d'insister. Les plantules indiquent déjà ce phénomène. Nous avons signalé (p. 19) à propos de la germination de *Zea Mais*, la dessiccation prématurée de l'hypocotyle; cette nécrose provoque très rapidement un arrêt de la circulation, et, de ce fait, de nombreuses racines aux premiers nœuds de la tige.

Les racines-échasses de *Pandanus* div. sp. apparaissent sur la partie inférieure de la tige, dans la zone où le diamètre est rétréci vers le bas; elles ne se forment pas dans la zone où le diamètre est constant. Ce fait se voit très bien dans la nature et se laisse deviner dans les photos 22 et 23. La démonstration en est également évidente dans le cas d'un Palmier amazonien, *Iriarte exorrhiza*, qui porte des racines-échasses (voir Photos 25, 26).

Dans certain cas, fréquemment observables sous les Tropiques, où un palmier est transféré dans un terrain favorable, on constate que le diamètre de la tige s'élargit brusquement (*Oreodoxa regia*, *Cocos nucifera*, Photo 24), et qu'à la limite entre le diamètre large et le diamètre étroit, apparaissent de nombreux germes de racines.

Peut-être pourrions-nous également expliquer la très curieuse organisation de certaines plantes vivant dans les régions sèches du Brésil

Central, souvent ravagées par des incendies de brousse (BOUILLENNE, 1930, 15). Ces plantes (*Velloziacées*, *Scirpus paradoxus*) réalisent une curieuse disposition dite en „tunic-grass”. — Elles croissent avec une extrême lenteur et chaque année la touffe terminale des feuilles nombreuses est brûlée, mais les gaines foliaires serrées fortement les unes contre les autres résistent à l'incendie et forment un manchon dense et permanent entourant la tige (voir Photos 27 et 28).



Fig. 26.

Geonoma caespitosa, d'après MARTIUS, jeune palmier brésilien montrant la formation de racines adventives au-dessus des nœuds et à la base des ramifications.

Ce manchon ne pourrit pas à cause de la sécheresse relative du climat et pour les *Velloziacées*, d'une certaine imprégnation de résine. La situation des racines est peu ordinaire: elles existent à l'intérieur du manchon foliaire, se faufilant entre la tige et le manchon; dans la partie inférieure, la tige est détruite; les racines restent seules et

apparaissent au dehors par l'extrémité basale du manchon. Nous pensons que dans ce cas, le rapprochement extrême des nœuds amène une grande complication circulatoire; des germes de racines se forment sur les portions de tiges encore relativement jeunes. D'une part, l'atmosphère interne du manchon est riche en humidité (WARMING, 1883, 157), car la position des gaines permet l'entrée de l'eau des pluies et de la rosée (BOUILLENNE, 1930, 15); les germes de racines se développent; d'autre part, le manchon coriace des gaines ne peut être traversé; il en résulte une poussée radiculaire vers la zone de moindre résistance que constitue la tige; les racines les plus récentes détruisent, au centre du manchon, la tige et les racines précédentes. Cette disposition en „tunic-grass” est la double résultante d'une circulation ralentie de rhizocaline et d'un milieu interne humide dû à l'existence d'un manchon persistant de gaines foliaires.

En poussant l'examen des dispositions anatomiques du parcours des faisceaux, nous arrivons à comprendre un certain nombre de faits intéressants.

Chez certaines Monocotylées, *Scirpus lacustris* (MONOYER, 1928, 101, Fig. 27 de notre texte), ces germes de racines se forment dans la partie externe de la stèle, ou, si l'on veut, la partie externe de l'écorce, de places en places; leurs initiales s'aperçoivent, rattachées par un réseau radicifère de connexion avec le système vasculaire voisin. Or, dans les Monocotylées, la périphérie de la stèle est occupée par de petits faisceaux sclérifiés et presque pas fonctionnels: c'est avec eux que la connexion a lieu. Comment expliquer cette localisation anormale de racines? Chaque fois que dans les Monocotylées, des coupes en séries ont été faites, on a constaté que les faisceaux foliaires principaux, après être entrés dans la tige et avoir suivi un parcours spécial, bien connu des anatomistes, viennent se disposer à la périphérie de la stèle, deviennent de plus en plus petits, de plus en plus sclérifiés et se terminent vers le bas de la tige par de véritables culs-de-sac. C'est au bout de ces culs-de-sac fasciculaires, là où la circulation de la rhizocaline devient impossible, que les réseaux radicifères s'amorcent. Du côté interne de la gaine endodermique et la touchant, existent des éléments vasculaires horizontaux qui sont de courtes trachéides (voir Fig. 27).

C'est à ces trachéides que se raccordent directement, lorsqu'elles se développent, les racines adventives. Ces trachéides constituent un „réseau radicifère”.

Le réseau radicifère à la base du stipe de certains palmiers, décrit pour la première fois par A. MONOYER (1925, 100) chez *Cocos botryophora* et responsable en grande partie de l'élargissement basal de ces espèces, peut être expliqué par les mêmes dispositions anatomiques que celles des *Scirpus*. Dans les palmiers, elle se réalise sur une grande échelle.

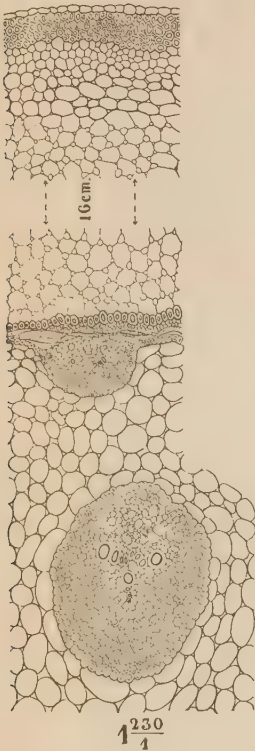


Fig 27.

Coupe dans le rhizome de *Scirpus lacustris* L. — De la périphérie vers le centre: épiderme, plusieurs assises de sclérenchyme, différentes zones de parenchyme, gaine endodermique très sclérifiée limitant la stèle du côté externe, dans les tissus de la stèle (tout contre l'endoderme) terminaison basale d'un faisceau foliaire (d'après A. MONOYER).

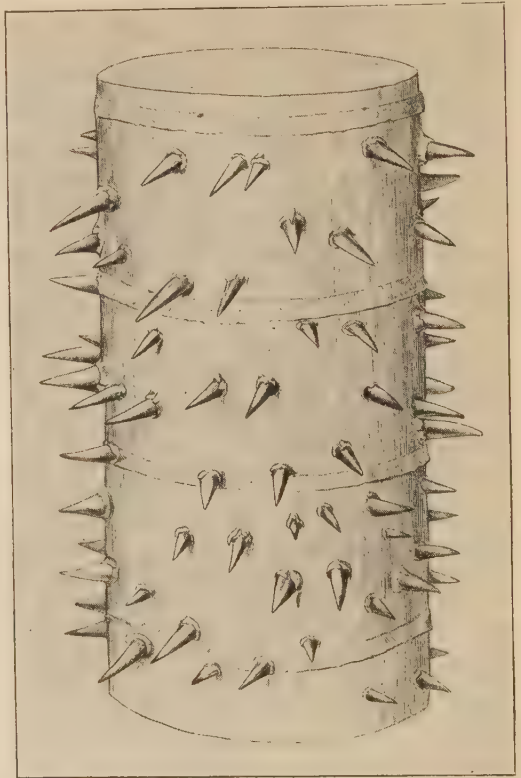


Fig. 28.

Tige de *Mauritia armata*, (dessin d'après MARTIUS) montrant les nombreuses racines avortées et sclérifiées en épines qui percent l'écorce à tous les niveaux.

Les faisceaux foliaires viennent se terminer en culs-de-sac à l'extrémité inférieure de la tige, contre la portion interne de l'écorce. C'est à cet endroit que la rhizocaline, élaborée par la surface considérable des feuilles si généralement grandes de ce groupe, manifeste son pouvoir

par une prolifération intense de racines et constitue, grosso modo, une sorte de Burr-Knot régulier.

Tous les palmiers ne manifestent pas à leur base le bombement d'un réseau radicifère important; mais alors, d'autres dispositions bien curieuses se montrent, comme, par exemple, chez *Mauritia armata*, *Acantorrhiza*, où le stipe, en restant cylindrique, est couvert d'épines, qui ne sont rien d'autre que des pointes radiculaires sclérifiées (voir Fig. 28).

Nous ne nous permettons pas de généraliser ce point de vue. Nous suggérons simplement à ceux qui auraient la curiosité et l'heureuse fortune d'étudier ce problème sur place, qu'il est probable que dans les espèces de palmiers à base élargie par un réseau radicifère, les terminaisons d'un grand nombre de faisceaux foliaires se font à un même niveau de la tige, tandis que dans les autres espèces les terminaisons étant espacées à divers niveaux, les racines adventives en épines en marquent la place à l'extérieur.

Un cas spécial est celui de *Iriartea exorrhiza*, palmier amazonien (BOUILLENNE, 1924, 1925, 13, 14), dont le stipe porte à sa base, jusqu'à deux mètres environ de hauteur, un certain nombre de racines-échasses à diamètre considérable (5 cm.). Ces racines sont peu nombreuses, elles se ramifient dans le sol; mais à l'air libre, leur écorce est couverte de milliers de pointes épineuses, constituées de racines avortées. La quantité de rhizocaline qu'un grand palmier comme *Iriartea* est capable d'élaborer dans ses feuilles doit se trouver en excès par rapport aux quelques racines échasses permanentes et à leurs ramifications souterraines (voir Photos 25 et 26).

Est-ce à cette pléthore de substances formatrices de racines que nous devons également l'apparition d'innombrables racines avortées?

Est-ce pour une semblable raison que les fougères arborescentes à feuilles très grandes, entourent leur tronc d'un manchon serré de courtes racines (voir Photos 29 et 30)?

Enfin, nous désirons signaler l'importance d'un facteur de milieu, l'eau des rivières ou de l'atmosphère, sur le problème des racines dans la nature. Nous pourrions prendre de nombreux exemples parmi les plantes des régions tempérées, noter les diverses influences de l'eau externe et la répercussion qu'elles exercent sur les dispositions des racines.

Certains auteurs dont nous avons parlé plus haut, ont marqué la

nécessité d'obtenir un optimum d'aération pour le développement des racines et le bouturage (p. 138). Nous attirerons l'attention ici sur le fait que le contact de l'eau produit chez une racine qui arrive à y plonger un ralentissement de la croissance et une accumulation de substances plasmiques, d'où résulte une brusque apparition de nombreux germes de racines.

L'arrêt de la croissance dans l'eau est-il provoqué par un arrêt de la circulation plasmique? C'est peu probable. Nous pensons plutôt que le contact avec l'eau ralentit les phénomènes oxydatifs nécessaires à la croissance (R. et M. BOUILLENNE 1927, 14bis). Nous observons, en outre, un déclenchement brusque de l'activité radicigène de la rhizocaline au niveau de l'eau. Ce fait est à mettre en rapport avec la constatation suivante: chez *Acalypha*, pendant la saison des pluies à Buitenzorg, époque où le degré hygrométrique de l'air atteint en général 100% d'humidité à midi, un grand nombre de racines se forment sans raison apparente le long des tiges dressées. WENT a également constaté qu'il n'est plus possible, à ce moment, d'obtenir des témoins de boutures expérimentales qui ne fassent pas de racines.

Ceci peut être dû, soit comme WENT le pense, à un ralentissement considérable de la circulation par suite de l'humidité de l'air, soit, comme nous le pensons, à une activation de la rhizocaline par l'eau; cette substance pourrait en effet se comporter comme le glutathion, dont les fonctions dans les phénomènes de croissance dépendent de l'hydratation (VIVARIO et LECLOUX, 1930, 146).

Qui ne connaît les touffes de racines abondamment ramifiées que forment les saules et les peupliers plantés au bord des rivières, lorsqu'une crue a arraché un morceau de la berge et a mis à nu, sous l'eau, une de leurs racines? La même chose se produit lorsqu'une racine d'un arbre quelconque, s'insinuant entre les pierres d'un puits, arrive au contact de l'eau. La même chose aussi, dans les régions équatoriales, lorsque surplombant une rivière, les racines aériennes de *Ficus benjamina*, ou de plantes épiphytes, (Aracées, Orchidacées etc.) logées sur une branche d'arbre, constituent ces balais radiculaires, plongeant légèrement sous la surface de l'eau, que les naturalistes de ces régions connaissent bien à cause de la faune particulière qu'ils portent.

Confrontant notre hypothèse avec le problème des racines dans les mangroves, nous avons négligé les cas si curieux des racines respiratoires (*Avicennia*, *Sonneratia*, Photo 31, *Taxodium distichum*, Photo 32,

Bruguiera, Photo 33), dont la direction et les conditions de croissance doivent correspondre à des influences très particulières où la rhizocaline ne joue probablement pas de rôle direct. Mais nous nous sommes intéressés à la question des racines-échasses des Rhizophoracées. Nous avons constaté, aussi bien au Brésil que dans les Indes, les faits suivants :

1) Les racines adventives se forment sur les troncs, surtout au dessus immédiat du niveau atteint par la marée haute. Ces racines croissent à peu près horizontalement, puis, à mesure qu'elles s'allongent, penchent peu à peu vers le bas. Leur extrémité finit par entrer au contact de l'eau, se ramifie et l'ensemble forme un arceau qui s'enfonce dans la vase ou le sable (voir Photos 35, 36, 37).

2) Il y a des racines-échasses qui naissent sur les branches de la cime elle-même, mais c'est toujours à la fourche de deux ramifications, sur les parties horizontales des branches ou sur les tiges inclinées, partout en somme où la circulation plasmique est ralentie. Ces racines descendent verticalement; au contact de l'eau, elles se ramifient en multiples arceaux (voir Photo 38).

Ici encore, nous expliquons ce double comportement des racines par l'encombrement de la circulation à l'endroit des connexions anatomiques des branches et, ou bien par l'activation de la rhizocaline par l'eau (BOUILLENNE, p. 150) ou bien par le ralentissement de la circulation de rhizocaline au contact de l'eau (WENT (72)).

Nous espérons que ces suggestions pourront servir de base à des travaux de contrôle et nous serons heureux si nous avons pu aider à faire un peu de lumière sur ce problème si vaste et si complexe de la formation des racines.

III. LA QUESTION DE LA RHIZOCALINE.

Quels sont les faits qui mettent en évidence dans le problème de la néoformation des racines l'existence de produits à fonction spécifiquement déterminée? Quels sont les arguments qui infirment cette conclusion?

La discussion ne cherchera pas de points de comparaison avec les phénomènes de formation de fleurs ou de tubercules pour lesquels l'importance des changements du métabolisme et des actions hormonales a été depuis longtemps établie.

Jusqu'à présent et d'une manière générale, l'apparition de racines sur les tiges est attribuée à la masse et à la composition des substances nutritives.

Nous ne nous occupons ici que des cas où il s'agit de néogénération radiculaire, éliminant un grand nombre d'expériences, dans lesquelles les auteurs ont étudié le réveil végétatif et le développement de germes préformés.

1°. Les seuls changements matériels qu'on a pu découvrir en corrélation avec la formation des racines ont été d'ordre nutritif, et cependant, ce n'est que dans quelques cas qu'on a trouvé un rapport causal entre ces deux phénomènes (BOUILLENNE 47) (CURTISS 1918, 34). Chose importante, les sucres ne sont pas le seul facteur limitant la formation des racines.

Chez *Balsamina*, il existe dans les cotylédons un facteur autre que celui de nutrition, dont l'action dans l'hypocotyle détermine le nombre total limite et la situation des racines.

Chez *Acalypha*, le facteur apporté par l'extrait de son de riz et provoquant la formation des racines n'est pas de nature nutritive; les boutures sont pleines de réserves d'amidon; le glucose et le saccharose ajoutés n'ont aucun effet, et si l'extrait de son de riz est composé pour la plus grande partie de sucres, qui n'ont, comme nous l'avons vu aucune action déterminante, la quantité donnée (50 gr. d'extrait par bouture de 5 à 15 gr.) est trop petite pour augmenter les réserves de la bouture.

2°. L'existence d'un facteur spécial est d'autre part suggérée par le fait suivant: des racines nouvelles apparaissent au printemps ou bien dans certaines conditions expérimentales dès que les bourgeons commencent à se développer. Le facteur doit être localisé dans les bourgeons; ce qu'on ne peut pas dire des substances nutritives. Cette mise en réserve a lieu quelques semaines après le dépouillement automnal des arbres et arbustes, et avant le commencement de la gelée. Ce facteur spécial est mis en réserve également dans les graines au moment de la maturation (BOUILLENNE 41), et doit déjà faire sentir son action pendant la constitution de l'embryon: il semble déjà être responsable de la formation des germes de la radicule.

3°. Les phénomènes de la polarité ne sont pas intelligibles comme résultat de la répartition des substances nutritives dans la tige.

On a essayé de trouver une base morphologique ou anatomique pour la polarité, mais sans succès. La conclusion de PRIESTLEY and SWINGLE (1929, 116^{bis}) "That the behavior of the living meristematic cell is determined by its position", n'est guère qu'une description de la polarité, mais elle laisse le physiologiste désappointé. Si l'on considère que les mêmes cellules peuvent se différencier en racines ou en bourgeons selon la position d'une coupure, la solution purement anatomique du problème semble tout à fait impossible. Nous verrons plus loin que la présence des substances spéciales nous donne la possibilité d'établir une théorie de la polarité.

4°. Enfin, comme la présence d'une substance spéciale provoquant l'allongement des cellules de tiges, pétioles, hypocotyles et coléoptiles est établie (WENT 1928, 162) et que cette substance n'a rien à faire avec les éléments nutritifs, il n'est pas impossible ou trop hypothétique de croire à l'existence d'une substance spéciale provoquant la néoformation des racines sur les boutures et la préformation des racines principales sur les embryons. Nous appellerons cette substance spéciale *rhizocaline*.

Nature de la rhizocaline.

Nous constaterons que le facteur spécial n'est pas un sucre, ni une enzyme: théoriquement d'ailleurs, une enzyme ne pourrait pas donner un nombre limité de racines, comme nous l'avons démontré. De plus, ses molécules sont thermostables et relativement petites, puisqu'elles passent à l'ultrafiltre.

En beaucoup de cas, cet élément néoformateur peut n'être pas ou n'est plus présent dans les plantes, bien que celles-ci soient remplies de réserves (*Acalypha*, *Populus*, *Vitis*).

Ses propriétés sont donc différentes de celles des réserves; comme nous verrons plus tard, son transport n'est pas comme pour les réserves une question de concentration.

Elle n'est pas spécifique. Son de riz, maltine, feuilles de *Papaya* et feuilles d'*Acalypha* ont le même effet sur les boutures d'*Acalypha*; le son de riz agit également sur *Balsamina*, lorsque les hypocotyles ne se trouvent pas en déficience de carbohydrates (43 et 44). Nous serions donc dans un cas analogue à celui de la substance de croissance qui est la même chez toutes les Phanérogames.

La rhizocaline a-t-elle quelque rapport avec les rayons mitogéniques ? Ceux-ci ne semblent guère être spécifiques, tout comme la rhizocaline, mais, pour autant qu'ils ne sont pas de nature substantielle, ils se distinguent de la rhizocaline dont l'existence comme substance est démontrée par toutes les expériences avec agar.

Quel rapport existe-t-il entre la rhizocaline et le glutathion ou en général les mercaptans ? On sait en effet que les substances portant le groupe SH sont physiologiquement très actives et provoquent souvent des divisions cellulaires.

On les trouve dans les graines en germination, dans les cellules méristématiques des tiges et des racines. En somme, les mercaptans sont particuliers aux tissus embryonnaires en voie de croissance. Or la question qui nous intéresse n'est pas celle de la reprise de mitoses cellulaires, mais bien l'orientation de ces nouveaux méristèmes vers la constitution de structures particulières, c'est-à-dire ici la structure des racines. Des recherches seront entreprises sur ce point.

Comment agit la rhizocaline ? Directement sur les cellules, en orientant les phénomènes de différenciation vers la structure de racines, ou bien indirectement et chimiquement en faisant apparaître dans les cellules un produit qui provoque lui-même l'apparition de racines ; ou bien enfin n'a-t-elle d'action qu'en présence de certaines substances qui peuvent ou non exister dans les cellules ?

La première alternative est la plus simple et de plus, elle est acceptable même dans le cas de *Balsamina* qui cependant en présence des différents extraits (de cotylédons, de son de riz, de maltine etc.) ne forme guère de racines d'une manière considérable ; mais, on peut émettre l'hypothèse (et les faits semblent la confirmer) que ces extraits sont toxiques pour les hypocotyles inanitiés de *Balsamina* et que cette toxicité empêche l'action du facteur générateur de racines. La troisième hypothèse complète la première et joue dans le cas de *Balsamina*. Le ou les facteurs additionnels (présents chez *Acalypha*) et indispensables pour que le son de riz puisse provoquer l'apparition de racines sont mis en évidence, par la nécessité des carbohydrates et par l'action de divers facteurs établissant dans les tissus un métabolisme plus ou moins intense.

D'autre part, sur *Balsamina*, l'action radicigène d'une série d'acides aminés et de peptone est nulle même en présence de carbohydrates. Il est vrai que l'insuline seule et mélangée avec du glucose a donné un résultat.

Transport de la rhizocaline.

Le transport de la rhizocaline dans les tiges et les hypocotyles diffère de la circulation dans les mêmes organes des substances de nutrition.

Les réserves voyagent en direction basale vers les racines aussi bien qu'en direction apicale vers les bourgeons et les pousses terminales.

Le transport de rhizocaline est uniquement basal comme le prouve la localisation des racines (aussi bien chez *Balsamina* que chez *Acalypha*).

Les réserves nutritives restent en général accumulées dans les tiges d'*Acalypha* (il y a des tissus spécialisés pour ces réserves), tandis que la rhizocaline, dès la première semaine, disparaît vers les racines. Les tiges d'arbres et d'arbustes en hiver démontrent un cas analogue; les branches pendant tout l'hiver gardent des réserves nutritives qui permettent aux bourgeons de se développer au printemps. La rhizocaline, au contraire disparaît des tiges et bourgeons pendant les premiers mois d'hiver et à la fin de la période de repos, la faculté de former de nouvelles racines a disparu.

Pour les hypocotyles de *Balsamina*, les réserves cotylédonnaires ne s'accumulent pas dans les tissus qui sont très jeunes et pendant les premières phases de la germination tout au moins descendent vers les racines; tandis qu'une petite quantité de rhizocaline reste dans les tissus (28, 46) après plusieurs jours, même lorsque les hypocotyles sont devenus inanitiés; la rhizocaline semble disparaître lentement.

Rhizocaline et polarité.

Ainsi donc la translocation de la rhizocaline se fait dans une seule direction. Il y a pour elle polarité de circulation tandis que le transport des réserves n'est pas polaire.

La polarité est une propriété appartenant à toutes les plantes supérieures et dont la cause est inconnue. SÄCHS n'a pas été le dernier chercheur s'attaquant à ce phénomène mystérieux, que VOECHTING a investigué à fond.

Les remarquables travaux de MASKELL et MASON (1928, 97) ont mis au point le mode de translocation des substances nutritives dans le coton. Ces auteurs ont démontré qu'il y a toujours diminution du contenu en sucre dans le phloème selon le sens du transport, que ce

soit vers les racines, vers les fruits ou les sommets de tige. Le cas est le même pour les substances azotées organiques solubles.

Si la vitesse de transport est assez grande, il n'y a nulle difficulté à donner à ce transport des substances nutritives par le phloème une interprétation physique. MUNCH a d'ailleurs publié une théorie sur les forces motrices du transport des produits de synthèse.

Il n'y a que les cellules grillagées du phloème qui entrent en ligne de compte pour le transport à grande distance: leurs membranes transversales grillagées ont des trous assez larges pour laisser passer le courant. Des calculs et quelques expériences démontrent la vraisemblance de la théorie.

Si l'on accepte cette théorie, il est clair qu'on ne peut plus chercher la cause de la polarité dans le transport des substances nutritives à travers les cellules grillagées.

Il faut donc chercher au phénomène de polarité d'autres facteurs et un autre mode de transport.

Pour la substance de croissance, il est déjà démontré que son transport est absolument polaire (WENT, 1928, 162). Ce transport basipète dans un coléoptile d'avoine est assez rapide et on peut même au moyen de cylindres de tissus coléoptilaires se rendre compte des quantités transportées dans les plantes entières. Or, même la pesanteur ne peut inverser le sens du transport: aucune circulation de substance de croissance n'est perceptible dans les cylindres retournés.

Il n'est donc pas trop audacieux de conclure que c'est le transport de la rhizocaline qui provoque la polarité des formations radiculaires, et de supposer que l'étude du mode de circulation de cette substance éclaircira le problème de la polarité.

Les expériences sur *Acalypha* ont démontré en plusieurs cas qu'il existe un facteur substantiel basipète qui provoque la formation polaire des racines. De même chez *Balsamina*, ce n'est pas le sucre seul qui provoque la formation radiculaire mais un facteur spécial provenant des cotylédons et dont la répartition est polaire (40, 97). Directement après la séparation des cotylédons, la plus grande part de ce facteur générateur est encore présente près du pôle apical (voir expérience). Après quelque temps, le facteur est descendu et les racines apparaissent dans la partie basale de l'hypocotyle. La polarité n'a rien à faire avec le sucre dans ce cas.

Constatons d'abord que toutes les expériences de HANSTEIN (1870, 66), VOECHTING (147) et d'autres ont démontré que la polarité est liée

à un transport par le phloème. D'autre part, nous savons qu'il n'est pas possible que notre facteur spécial soit transporté en même temps que les sucres le long des cellules grillagées. Il ne nous reste qu'une seule alternative: le transport des substances spéciales est effectué dans les „cellules annexes” du phloème. Ces cellules ne sont pas grillagées et ne permettent pas un véritable courant de suc cellulaire. Elles sont à comparer avec les cellules allongées parenchymateuses du coléoptile d'avoine, qui transportent de cellule à cellule, la substance de croissance. Dans de telles cellules séparées par des membranes, des forces électromotrices peuvent exister, soit dans les cellules, soit dans les membranes et ces forces orientées en sens unique peuvent provoquer un transport unilatéral.

Dans cet ordre d'idée, on a déjà trouvé que la charge électrique d'une feuille est toujours positive à l'égard du pétiole, que les colorants vitaux ont une distribution particulière dans le phloème d'une plante, ou bien dans les cellules mêmes, si elles sont polaires (*Cladophora*: PRAT, 1931, 114).

Nous savons que la gravitation induit une force électromotrice dans les tissus d'une plante. Si une branche est orientée inversement, cette force est aussi inverse.

Si nous supposons que, quand la branche est dressée, la force électromotrice provoquant la polarité est de même sens que celle de la pesanteur, nous devons admettre qu'elles s'ajoutent l'une à l'autre; elles se contrarient quand la branche est retournée. — Dans ce dernier cas, la polarité se manifeste encore, mais d'une manière affaiblie, de sorte que nous pouvons conclure que la force électromotrice présente dans chaque branche et responsable de la polarité est toujours plus grande ou bien aussi grande que celle induite par la pesanteur.

Cependant, il y a des cas où la polarité semble renversée ou modifiée.

1°) Par suite de l'action de la pesanteur. Dans certaines conditions de fragmentations (35) chez *Balsamina*, on constate que le nombre des racines qui se forme est plus grand, près de l'extrémité apicale qu'à l'extrémité basale. Mais il s'agit ici d'un arrêt brusque du transport de rhizocaline en train de se faire à partir des cotylédons.

Dans les expériences de retournement des boutures chez *Acalypha*, si le nombre absolu de racines sur la moitié apicale est plus grand que sur la moitié basale, les racines ne sont jamais accumulées près de la coupure apicale.

De même quand les boutures retournées sont laissées en contact

avec leurs feuilles, il y a une formation continue de rhizocaline et la concentration de celle-ci diminue vers la base; dans ce cas, d'après notre point de vue, il est naturel de constater une apparente déviation des lois de la polarité.

2°) Par suite de l'action de n'importe quel facteur arrêtant la circulation de la rhizocaline.

Il est à peine nécessaire de rappeler l'influence de l'enlèvement d'anneaux d'écorce, de la mortification par chauffage ou par poison de portions circulaires du phloème. La diminution de la tension et l'absence d'oxygène ont le même effet. C'est pourquoi les racines apparaissent sur les boutures au-dessus de la surface de l'eau dans laquelle elles sont partiellement plongées. La rhizocaline ou bien n'est pas transportée dans la partie submergée de la tige ou bien ne peut pas y donner de racines en l'absence d'oxygène. Dans la plupart des cas, les racines apparaissent au niveau de la surface de l'eau.

Les réserves de rhizocaline.

Nous avons démontré que la rhizocaline résulte de la photosynthèse dans les feuilles adultes.

Or, graines, cotylédons, bourgeons, indépendamment de leur réserves nutritives, contiennent une certaine quantité d'éléments néoformateurs de racines (expérience avec cotylédons de *Balsamina*, exp. de VAN DER LEK (1925—1930, 142) avec bourgeons, exp. avec extraits de son de riz, d'orge).

Ces organes sont-ils capables également de réaliser une synthèse de rhizocaline?

Différents faits s'opposent à cette hypothèse: chez *Balsamina*, il est démontré: 1) que le facteur spécial radicigène n'est pas inépuisable; 2) que les cotylédons exposés à la lumière diffuse du laboratoire ou bien à la lumière d'une serre se développent, verdissent, mais restent incapables d'augmenter le nombre des racines. Seule la longueur de celles-ci s'accroît sous l'influence des cotylédons à la lumière; 3) que les toutes jeunes feuilles de la gemmule n'ont d'influence que sur la longueur des racines; 4) qu'il faut attendre l'apparition des feuilles adultes pour que le nombre des racines cesse d'être en palier, mais s'accroisse de manière régulière et continue (26).

Dans ces conditions, il est plausible d'accepter que la rhizocaline,

tout comme sucres, graisses, protéines, soit accumulée dans les graines ou les cotylédons ou les bourgeons en quantité définie.

En ce qui concerne les bourgeons, VAN DER LEK (1925—1930) a montré que la libération du facteur radicigène se fait aussi bien dans les bourgeons gelés ou serrés dans du gypse, que dans les bourgeons normaux.

Approfondissant l'étude des bourgeons, nous avons constaté que seules les plantes avec période de repos, pendant laquelle elles restent dépouillées de feuilles, possèdent des bourgeons stimulant l'apparition de racines, tandis que les bourgeons de plantes à feuillage permanent n'ont d'influence que lorsqu'ils sont tout à fait développés. C'est le cas de *Cacalia* (1).

Il est curieux de constater, en outre, que cette propriété de certains bourgeons de causer la formation de racines, coïncide avec la faculté de la plante-mère, d'accumuler beaucoup de réserves nutritives dans les tiges.

Cette accumulation se fait aux dépens des carbohydrates et des substances azotées au moment de la mort des feuilles. Les plantes qui, en automne, perdent leurs feuilles toutes au même moment vident celles-ci plus ou moins complètement (COMBES, 29). Mais les plantes herbacées ou celies qui perdent leurs feuilles vieilles à mesure que des nouvelles se forment (Tabac, *Hélianthus*; SMIRNOW, 1928, 129) abandonnent leurs feuilles encore pleines de réserves, car la décharge des produits de la photosynthèse devient de plus en plus faible, par suite du ralentissement de la circulation dans le pétiole.

Il semble donc que seules les plantes capables de vider leurs vieilles feuilles à fond et d'accumuler les réserves dans leurs tiges puissent également accumuler des quantités considérables de rhizocaline dans leurs bourgeons (69, 82). Cette conclusion est importante pour notre théorie du bouturage.

Les réserves de rhizocaline dans les bourgeons expliquent aussi un fait, que tant d'investigateurs ont déjà constaté (VAN DER LEK 1925, 142): la formation de racines sur tiges est indépendante de la période de repos; tandis que le développement des bourgeons est lié à une époque déterminée.

Si en effet, la constitution et le développement des bourgeons sont corrélatifs de processus internes particuliers qui doivent être mis au point, la néoformation des racines est uniquement liée à la présence de la rhizocaline et des réserves nutritives qui, toutes deux, sont déjà présentes.

Enfin les réserves de rhizocaline dans les graines doivent agir dès le moment de la constitution de l'embryon en provoquant la formation de la radicule et des quelques racines annexes qui accompagnent la racine principale à l'extrémité inférieure de l'embryon. Elles ne se révèlent à nouveau qu'au cours de la germination. En général, ce sont les racines qui poussent d'abord avant que les feuilles vertes soient formées: la réserve de rhizocaline apparaît en somme comme nécessaire.

Formation de la rhizocaline.

D'après nos observations, la rhizocaline apparaît donc dans les feuilles adultes par photosynthèse. Nous ne pouvons encore affirmer, en toute certitude, que la rhizocaline est créée uniquement dans les feuilles et que toute feuille verte est capable de cette synthèse. Cependant, nous pouvons déjà préciser que les jeunes feuilles vertes ne sont pas actives à ce point de vue (21, 68), pas plus que les cotylédons de Balsamine qui pourtant s'élargissent considérablement à la lumière et photosynthétisent des hydrates de carbone (25). Beaucoup de plantes montrent pendant la période de croissance des germes de racines sur leurs tiges. Il nous paraît que la rhizocaline photosynthétisée par les feuilles adultes peut s'accumuler en certaines places, particulièrement là où la circulation est embarrassée et ralentie, comme aux nœuds (insertion des feuilles), le long des branches horizontales, des rhizomes etc.

Comme les feuilles jeunes sont inactives, ce n'est qu'après un certain temps, après qu'elles sont devenues adultes, qu'on peut espérer voir apparaître les premiers germes de racines. Nous donnons ici une interprétation à une observation de VOECHTING (147) qui dit que les sommets de tiges ne portent pas de germes radiculaires.

D'une manière générale, chez les plantes supérieures, on sait que les saprophytes non verts et les parasites n'ont pas souvent de racines, quelques saprophytes, comme *Neottia*, *Corallorhiza*, etc. ont seuls des racines peu nombreuses et courtes.

Il serait très intéressant d'observer les Loranthacées à ce point de vue. Les représentants de cette famille de parasites très abondants sous les tropiques, n'ont pas de *racines propres*. Ils attaquent un grand nombre d'arbres. Nous citerons le cas de *Ceiba pentandra* qui est particulièrement sensible à l'attaque des Loranthacées et qui y succombe généralement.

On voit souvent les feuilles de *Ceiba pentandra* dépérir étouffées par les cimes de *Dendrophthoe* ou autres Loranthacées.

Pendant quelques mois, l'arbre peut rester vivant sans aucune feuille à soi, car les parasites le nourrissent de carbohydrates et provoquent dans ses branches une croissance en épaisseur sous la soudure avec les tiges du parasite. Mais, à un certain moment, toutes les Loranthacées meurent ainsi que le tronc et les racines de l'arbre. Il est possible d'interpréter ce fait par l'incapacité où sont les Loranthacées d'accroître l'extension du système racinaire de *Ceiba pentandra*. Elles peuvent stimuler et nourrir le tronc et les rameaux, mais sont sans efficacité sur les racines de l'arbre.

Ces constatations nous permettent-elles de penser que les feuilles des saphrophytes et des parasites en général ne forment pas de rhizocaline? Simple suggestion, impossible à vérifier actuellement; mais nous espérons donner bientôt quelques expériences à ce sujet.

Théorie du Bouturage.

VOECHTING (147) a donné une théorie excellente du bouturage et autres modes de propagation végétative, sauf des greffes. Comme nous avons obtenu de nouveaux résultats généraux, il est utile d'examiner son point de vue.

Nous nous occuperons ici seulement des boutures de tiges et de branches. Nous n'avons pas rassemblé de faits pour expliquer la formation de bourgeons sur racines ou sur feuilles. Nous ne considérerons pas non plus la formation et la croissance des bourgeons.

On utilise les boutures pour augmenter le nombre de rejets végétatifs d'une plante, surtout lorsqu'il s'agit d'hétérozygotes, qui comme on sait, ne se propagent pas fidèlement par graine. De plus, les boutures de grandes branches poussent souvent plus vite que les semences, ce qui est un autre avantage.

Malheureusement, le bouturage de beaucoup de plantes est difficile à réussir ou impossible et c'est malheureusement le cas pour des plantes de grande culture (Café, Thé, Caoutchouc, Pommier, etc.). Nous essayerons de donner quelques explications plausibles de ces insuccès.

Lorsqu'on opère avec des plantes qui portent des germes de racines préformées sur les tiges, les boutures s'enracinent facilement et rapidement. On peut utiliser à peu près chaque branche, excepté celles qui sont trop jeunes et celles de croissance très rapide (gourmands), parce que ces deux catégories de branches n'ont pas de germes de racines. Comme la plupart des germes sont placés près des nœuds, l'usage des praticiens de faire la coupure basale juste en dessous d'un nœud semble bien compréhensible.

Lorsqu'on veut bouturer des plantes qui ont peu de germes de racines, on découpe les branches pendantes: habitude dont nous pouvons justifier et expliquer la pratique. Dans une branche pendante, l'action de la pesanteur ralentit la circulation normale de la rhizocaline; celle-ci peut s'accumuler plus ou moins dans ces branches et permettre une néoformation racinaire. Lorsqu'il s'agit de plantes qui ne possèdent pas de germes de racines, le problème se complique. Il faut

considérer alors le mode de formation de nouvelles racines sur la bouture. A ce propos, les praticiens parlent toujours de boutures, non aoûtées ou herbacées (bois vert), ce qui indique des branches jeunes avec feuilles lorsque l'épiderme de la tige n'est pas encore remplacé par une couche subéreuse, ou bien de boutures ligneuses, aoûtées (bois mûr) ce qui désigne les branches plus vieilles qui ont déjà six mois et dont les feuilles sont tombées. En général, on ne prend pas de branches plus âgées; c'est surtout à la fin de l'automne qu'on prépare les boutures de bois mûr.

Dans les deux mémoires précédents, nous avons établi la nécessité des conditions suivantes pour que des racines en néoformation apparaissent:

- 1) Présence d'une quantité suffisante de réserves nutritives et de rhizocaline, ou bien photosynthèse continue de ces deux catégories de substances;
- 2) Combattre l'exosmose trop rapide de la rhizocaline et des réserves;
- 3) Dans le cas où il y a des réserves nutritives, provoquer une accumulation de rhizocaline.

Quand on prend un rameau non aoûté, la première condition est remplie, mais l'exosmose est à craindre. Un rameau aoûté perd moins de substances par exosmose, mais l'absence de feuilles exige qu'il ait une réserve considérable de rhizocaline et de substances nutritives.

Les boutures herbacées (avec feuilles) demandent beaucoup de soin, parce que les feuilles qu'il faut maintenir vivantes risquent de se dessécher. On les plantera sous vitre dans une atmosphère saturée d'humidité (à l'étouffée). On les arrosera souvent, bien que ce soit dangereux à cause des brûlures du soleil ou bien on chauffera la terre (*bodemwärme*); en d'autres termes, on les cultivera sur chaleur de fond; ce qui balancera la condensation d'eau contre les vitres.

Les plantes qui doivent être multipliées par bouturage de bois vert, avec quelques feuilles, sont celles qui n'ont pas de réserves de substances nutritives et de rhizocaline, c'est-à-dire celles qui ne présentent pas de période de repos: beaucoup de plantes herbacées, maints arbres et arbustes des tropiques et les plantes des régions tempérées qui ne perdent pas leurs feuilles en hiver. Malheureusement, dans ces cas, il arrive souvent que l'exosmose est trop considérable; les moisissures se développent dans le milieu extérieur et les boutures pourrissent. Ce n'est que grâce à des précautions spéciales que ces boutures réussissent à donner des racines.

Plusieurs méthodes permettent d'éviter un excès d'exosmose.

Si les plantes contiennent beaucoup d'eau, on les laisse se dessécher pendant quelques jours avant de les planter (*Ananas*, *Cactacées*); une couche subéreuse se forme qui cicatrise la coupure. En général, il est toujours recommandable de laisser sécher la coupure, à condition que les feuilles résistent. On peut également empêcher l'exosmose en brûlant l'extrémité inférieure de la bouture dans des cendres chaudes, ou bien avec un cigare allumé. Comme nous l'avons signalé, le permanganate de potasse a aussi la propriété d'amoindrir l'exosmose. Si aucune de ces méthodes n'a de succès, on peut essayer de casser une branche à moitié quelques semaines avant le bouturage: des racines se forment parfois au dessus de la blessure.

Un procédé analogue est utilisé (blessure dans l'écorce des troncs) pour ralentir la descente des hydrates de carbone et enrichir la maturation des fruits (*Vignes*, *Manguiers* par exemple).

Nous proposons de planter les boutures en sens inverse; puis, après une ou deux semaines, lorsqu'un cal s'est formé qui, peut-être, porte des germes radiculaires, on les placera en position normale.

Les boutures ligneuses, aoûtées, de bois mûr, d'après les considérations précédentes doivent être prises pendant leur période de repos. A ce moment, étant pleines de réserves, elles peuvent former de nouvelles racines.

Il n'est pas nécessaire que les bourgeons soient déjà en voie de développement, car, surtout quand les boutures sont courtes, (5 à 10 cm.) le partage des réserves ralentit l'allongement des racines autant que le développement des pousses et il faut attendre que celles-ci portent des feuilles adultes pour que l'enracinement s'accomplisse normalement.

La meilleure méthode est de couper les branches d'un an à la fin de l'automne ou en hiver, avant qu'il ait gelé. Nous avons déjà fait remarquer que VAN DER LEK a trouvé que la rhizocaline disparaît des bourgeons par la gelée et que les branches perdent leur pouvoir de former des racines. S'il n'est pas possible de faire des boutures à ce moment, on peut conserver les branches coupées dans une cave ou une autre place tempérée. Ce précepte est pertinent, car nous avons démontré que chez *Acalypha* la rhizocaline reste plus longtemps dans les branches coupées que dans les branches laissées sur la plante.

Est-il possible de combiner les deux facteurs favorables, présence de feuilles sur des branches âgées?

Plusieurs méthodes sont fondées sur ce principe.

1) L'une d'elles est déjà connue "bouturage avec talon". On détache des jeunes rameaux feuillés avec un morceau du phloème adulte de la branche principale. C'est ainsi que l'on coupe les rejets poussant sur troncs coupés, avec un morceau du bois vieux. Dans ce cas, on s'assure l'assistance d'un troisième facteur résultant de l'insertion d'une branche latérale sur une branche principale: le passage de la rhizocaline se trouve généralement ralenti au niveau de ces soudures.

2) Une autre méthode nous est suggérée par nos expériences: greffe de quelques feuilles sur boutures de bois mûr. Ce procédé est possible quand les feuilles ont une transpiration modérée. Les hygrophytes ne peuvent donner de bons résultats.

Dans tous les cas où le bouturage échoue, il faut examiner soigneusement si, par suite des blessures, l'échec n'est pas dû à une exosmose excessive de rhizocaline et de substances nutritives,

Chez *Hevea*, par exemple, ce doit être le cas. Quand une branche est découpée en segments, ceux-ci placés dans l'eau, provoquent dans le liquide un développement considérable d'algues et de moisissures (voir conclusion, 2). Il y a exosmose évidente et les branches meurent d'épuisement après une semaine. Si par un traitement spécial les branches restent vivantes plus longtemps, l'exosmose est beaucoup plus petite et n'augmente que quand les boutures sont à peu près mortes.

Chez de tels sujets, il convient d'appliquer la méthode de HOSTERMANN (1929, 71). Autour de branches lignifiées on enroule étroitement et solidement un fil de fer. La circulation des produits élaborés par les feuilles est bloquée par l'écrasement du phloème: un cal se forme au dessus de la ligature; des germes de racines apparaissent qui poussent quand les branches sont coupées sous la ligature et plantées dans le sol. L'exosmose dans ces conditions n'est pas à craindre; beaucoup de plantes donnent ainsi des boutures excellentes (WELLENSIEK chez le Théier 1931, 161).

La méthode HOSTERMANN nous amène à parler du marcottage. D'un côté, les branches sont courbées en S et restent attachées à la plante sont partiellement enterrées; d'un autre côté, elles sont entourées d'un pot qu'on remplit de terre humide arrosée chaque jour. Dans ces deux cas, il y a moins d'oxygène dans la partie de la branche ainsi emprisonnée; une diminution du transport de rhizocaline en résulte, des racines se forment et poussent dans la terre. Souvent on fait des incisions ou même on enlève un anneau de liber au niveau ou en-dessous du pot de terre, ce qui a pour effet d'augmenter l'accumulation de rhizocaline.

Il ne nous est pas possible de désigner toutes les méthodes spéciales qu'on préconise pour obtenir des rejets végétatifs. Pourtant il y a une méthode, celle

des "etiolated cuttings" (boutures étiolées) qui mérite d'être traitée plus à fond. Nous décrivons le cas de Citrus "Rough Lemon" que nous avons obtenu de M. OCHSE (1931, 108), à qui nous présentons nos remerciements pour son amabilité. Cette variété ne donne presque pas de racines quand les branches sont coupées en segments. La méthode pour les bouturer est la suivante:

Des branches de jeunes plants sont couchées horizontalement sur le sol et couvertes de 10 cm. de terre. Après quelques semaines, les bourgeons de cette branche horizontale ont poussé. Ces pousses qui sont nourries par les racines de la plante-mère percent le sol et en 6 ou 8 mois forment des branches dressées, vigoureuses et feuillues. C'est alors que ces branches nouvelles font apparaître sur leur base enterrée de longues racines bien ramifiées.

Cette technique utilise un phénomène spontané signalé par quelques auteurs (entre autres GILLOT & VIGNERON 1932, 48) sur les stolons hypogés de *Epilobium hirsutum* L. Ces stolons ne manifestent pas de racines avant la poussée des tiges aériennes au printemps et le développement des feuilles.

Evidemment, on pourrait interpréter ces résultats par l'influence de simples réserves nutritives accumulées dans ces branches enterrées expérimentalement ou biologiquement. Mais nous nous sommes assurés que l'accumulation de réserves nutritives au niveau des rameaux dressés sur la branche horizontale n'est pas en cause: d'abord le liber dans la branche horizontale est gorgé d'amidon, les branches verticales en ont moins et près de la surface du sol il n'y en a plus dans le liber mais uniquement dans les rayons ligneux. Les racines se sont formées sur les branches dressées près de la soudure, là où l'accumulation d'amidon n'est pas maximale. Mais, cette fois encore, comme précédemment, la néoformation des racines s'interprète aisément par l'accumulation locale de rhizocaline.

La comparaison de nos résultats avec les faits connus des praticiens nous donne l'impression que les facteurs rhizocaline, réserves nutritives, transport comptent parmi les plus importants. Il nous semble, qu'une fois les principes connus, il sera possible d'établir des méthodes nouvelles dans les cas où on n'a pas encore eu de succès. Par exemple, peut-être sera-t-il possible d'empêcher l'exosmose de la rhizocaline et des réserves en plaçant les boutures avec leur cylindre de bois dans l'eau, en enlevant le liber jusqu'au dessus de la surface de l'eau? Mais il faut envisager chaque cas séparément. Ici nous ne nous sommes attachés qu'à poser les bases expérimentales d'un certain nombre de principes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. AGRICOLA, G. A., Neu und nie erhörter doch in der Natur und Vernunft Wohlberggründeter Versuch der universal Vermehrung aller Bäume, Stauden und Blumengewächse. (Regensburg. illus. 184 p. 1716).
2. BATESON, W., Root-cuttings and Chimaeras. II. (Jour. Genetics. 11: 91—97 illus. 1921).
3. BEALS, C. M., An Histological Study of Regenerative Phenomena in Plants. (Ann. Missouri Bot. 10: 369—384, 1923).
4. BECKER, Vermehrung von *Sedum* durch Blattstecklinge. (Gärtnerei-Fachblatt. 8. p. 128, 1930).
5. BEINLING, E., Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia* (Beitrag. z. Biologie der Pflanzen (Cohn 3 (1): 25—50 Inaug. Diss. Breslau. 26 p. 1878).
6. BERGMAN, A. F., The Relation of æration to the Growth and Activity of Roots and its Influence on the Ecesis of Plants in Swamps. (Ann. of Botany 34: 13—33. 1920).
7. BEYERINCK, M. W., Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. (Verhandel. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, 25—146 p., ill. 1886).
8. — — Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. (Verzamelde Geschriften van BEYERINCK 2—7. 122. 1921).
9. BIRMINGHAM, W. A., Adventitious Roots in Potato and Tomato. (Agric. Gaz. New South Wales 36: 595—596. 1925).
10. BOEHM, J., Physiologische Bedingungen der Bildung von Nebenwurzeln bei Stecklingen der Bruchweide. (Sitzber. Akad. Wiss. Math. Naturw. Kl. Abt. 1. 56: 729—744. 1867).
11. BOIRIVAUT, A., Sur le remplacement de la racine principale par une radicelle chez les Dicotylédonées. (Acad. Sc. Paris. C. R. 125. 1897).
12. BOUCHARDAT, M., Recherches sur la Végétation appliquées à l'Agriculture (Paris, Chamerot, 1846).
13. BOUILLENNE, R., *Iriartea exorrhiza* Mart. Palmier amazonien. (Compte-R., A. F. A. S. Congrès Liège. 1924).
14. — — Les Racines-Echasses de *Iriartea exorrhiza* Mart. (Palmyers) et de *Pandanus* div. sp. (Pandanaçées). (Ac. Roy. des Sc. Belgique Mémoires, 8, fasc. 5, 1925).
15. — — Un Voyage botanique dans le Bas-Amazone. (Imprimerie Médicale et Scientifique. Bruxelles, 1930).
- 15b. — — & H. BELTCHEVA, Concentration de sucres totaux dans les boutures de *Salix* sp. et de *Cacalia articulata*. (C. R. Soc. Biol. 109, 575. 1932).
16. — — et WALRAND, Contribution à l'étude de la respiration en fonction de l'hydratation (Ann. Physiol. et Physchim. Biol. 4: 426. 1926).
17. BOUYGUES, Sur le pouvoir rhizogène des cotylédons de *Phaseolus vulgaris* (Procès verbaux de la Soc. Linn. de Bordeaux 77, 61, 1925).

18. BROCKMAN & KUHN, Hoppeseiler Zeitschrift für Physiologische Chemie. (Travail sur Carotène. 1931).
19. BURNS, G. P. & HEDDEN, M. E., Conditions influencing Regeneration of the Hypocotyl. (Bot. Centbl. Beihefte (I) **19**: (383) 392. Illust. 1906).
20. CANNON, W. A., Physiological Features of Roots with especial Reference to the Relation of Roots to Aeration of the Soil. (Washington D. C. Carnegie Inst. Wash. Publ. **368**; 168 p. illust. 1925).
21. CARLSON, M. C., Comparison of Carbohydrate Conditions in rooting and non-rooting Varieties of Roses. (Congress A. A. S., Boyce Thompson Inst. for plant research. 1926).
22. — Microchemical Studies of Rooting and non-Rooting Rose Cuttings (Bot. Gaz. **87**: 64—80. 1929).
23. — Origin of adventitious Roots in *Coleus* cuttings. (Bot. Gaz. **87**. n^o. 1, p. 119—126. 1929).
24. CHAUVEAUD, L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. (Ann. Sc. Nat. IX Bot. **13**, 1911).
- 24bis. — La Constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. (Payot-Paris, 1921).
25. CHOLODNY, N., Zur Physiologie des Pflanzlichen Wuchshormons. (Planta **14**, 207—16. 1931).
26. CLOS, M. D., Ebauche de la rhizotaxie. (Paris, 1848).
27. — Des racines caulinaires. (Mém. Acad. Sc. Inscript. et Belles Lettres de Toulouse. 8^e sér. 5: 222—278. 1883).
28. — Les racines caulinaires (3^{ème} Mém. sur la Rhizotaxie). (Mém. Ac. Toulouse, sér. 8, **5**. 1884).
29. COMBES, R., Emigration des substances azotées... (Rev. gén. Bot., **38**, 1926).
30. CONARD, M. H. & ZIMMERMAN, P. W., The Origin of adventitious Roots in Cuttings of *Portulaca Oleracea* L. (Contrib. Boyce Thomp. Insy. **3**: 337—346. 1 fig. 2 tabl. 1931).
31. CORBET, L. C., The Development of Roots from Cuttings. (W. Va. Agr. Expt. Sta. Ann. Rept. **9**: 196—199. 1885/96).
32. CORNU, Explication mécanique de quelques particularités relatives à l'accroissement des radicelles des plantes. (B. Soc. Bot. France **28**. 1881).
33. CRIDER, (Science **68**, p. 403).
34. CURTIS, O. F., Stimulation of Root Growth in Cuttings by Treatment with chemical Compounds. (Cornell Univ. Mém. **14**. 1916).
35. CZAJA, A. T., Der Einfluss von Korrelationen auf Restitution an Polarität von Wurzel und Sprossstecklingen. (Der Deutsch. Bot. Gesell. **99**: 67. 1931).
36. DANGEARD, P. A., Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine. (Le Botaniste **1**, 1889, Caen).
37. DUMONCEAU, Physique des arbres, (Paris, 1758).
38. DE VRIES, H., Ueber abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXII. 1891).
39. DOLK, H. E. & THIMAN, K. V., Studies of the Growth Hormone in Plants. (Proceed. Nat. Acad. Sc. **18**: 30—46. 1 fig. 1932).
- 39bis. DOPOSEHEG-UHLAR, J., Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. (Flora, **102**, 1911).
40. DUCHARTRE, Note sur un Cas de formation de Racines adventives intérieures. (Soc. Bot. France **16**, p. 26. 1869).
- 40b. DU BUY, 1930.
- 41b. ERRERA, LEO, Recueil d'oeuvres, Physiologie générale (1910) Bruxelles.

42. FLAHAULT, Sur les rapports de la radicule avec la tigelle dans l'embryon des Phanérogames. (Bull. Soc. Bot. de France **24**. 1877).
43. FRANKE, M., Beitrag zur Kenntniss der Wurzelerwachsungen (Inaugurat. Diss. Breslau 1867).
44. FREE, E. E., The effect of aeration on the Growth of Buckwheat in water Culture. (John Hopkins University Circ. p. 198. 1917).
45. FREIDENFELT, T., Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Ueber die Formbildung von biologischen Gesichtspunkte. (Flora, Bd. **91**, p. 115. 1902).
46. FUJA, M. C., On the Formation and Development of Roots and Shoots on the isolated Cotyledons of *Cucurbita*, *Cucumis* and *Lupinus* (Bull. Intern. de l'Acad. Polon. des Sc. et Lettres Cl. d. Sc. Mat. et Nat. B. I. 209—218. 1929).
47. FUNKE, J. L., Einige Bemerkungen über das Wachstum und die Wurzelbildung bei *Syngonium Podophyllum*. (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **40** 1929).
48. GILLOT, P. et VIGNERON, J., Variations et Migrations de quelques glucides dans les organes souterrains de *Epilobium hirsutum* L. au cours de la végétation annuelle. (Bull. Soc. Bot. de France **79**, 5 et 6, p. 355. 1932).
49. GOEBEL, Ueber Regeneration im Pflanzenreich. (Biol. Centralbl. **22**: 385—397, 1902 et Flora **92**, p. 192. 1903).
50. — Allgem. Regenerationsproblem. (Wissenschaftl. Ergebnisse d. intern. Bot. Congress, Wien 1905).
51. GOEBEL & SCHUBERT, Staunung des Leitungsbahnen.
- 51b. GORTER, G., 1927.
52. GRAHAM, R. J. D. et STEWART, L. B., Regeneration from Roots of *Anchusa Italica*. (Bot. Soc. Edinb. Trans. and Proc. **29**: 333—334. 1927).
53. GRAVIS, A., Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de *Urtica dioica* L. (Mém. Acad. Roy. Sc. Belgique. **47**. 1884).
54. — Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. (Mém. Acad. Roy. Sciences Belgique. **57**. 1898).
55. — Structure de l'Hypocotyle. (A. F. A. S. 1921).
56. — Connexions anatomiques de la tige et de la racine. (Bull. Acad. Roy. des Sciences n° 4, p. 227. 1919).
57. GREGORY, diverses publications dans Annals of Botany.
58. GUILLARD, Note sur les deux termes tige et racine et sur leur signification anatomique. (Bull. Soc. Bot. France **16**, 1869).
59. HABERLANDT, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 1884.
60. — Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. (Beitr. z. Allg. Botanik **2**, Heft 1. 1921).
61. — Ueber Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie, (Biol. Centralbl. **42**. 145. 1922).
62. — Zur Physiologie der Zellteilung I, II, III. (Sitzber. d. Preuss. Akad. d. Wiss., vol. **16** à **20**. 1913—1914). Corrélation de substances entre leptome et parenchyme.
- 62b. HAGEMAN, 1931.
63. HAMMET, F. S., The Effect of Radium on Glutathione and its biological Significance. (Protoplasma, **15**, 422—426. 1932).
94. — A chemical Stimulus of Growth by Increase of Cell Number (Amer. Journ. of Bot. **2**. **90**. 374—375. 1929).
65. — SH. in the Differentiation of Regeneration. (Protoplasma, **16**, Heft 2. Juli 1932).
66. HANSTEIN, Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen. (Bot. Abhandlungen **I**, p. 47. 1870).
67. HARTSEMA, A. M., Beitrag zur Analyse der Wurzelbildung an *Veronica*, *Becabunga* und anderen Sumpfgewachsen. (Flora **123**: 1—40. 1928).

68. HARVEY, R. B., Relation of Catalase, Oxidase and H. Concentration to the Formation of Overgrowths. (Amer. Journ. of Bot. 7: 211—221. 1920).
69. HITCHCOCK, A. E. & ZIMMERMAN, P. W., Variation in rooting Response of Cuttings placed in Media of different p.H. Value. (Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. 1926. 23: 383—390, illustr.).
70. HOLFERT, J., Ueber die primäre Anlage der Wurzeln und ihre Wachstum. (Arch. Pharm. Ber. 3, 27. 1889).
71. HOSTERMANN, 1929.
72. JAEGER, J., Ueber die relative Unschädlichkeit von Beschädigungen des Stammes und der Blätter mit Substanzverlust auf die Entwicklung der Blätter und der ganzen Pflanze, und die Production von Wurzeln ungewöhnlichen Stellen. (Flora 5: 65—72. 1856).
73. JANCKZEWSKI, E. DE, Recherches sur le développement des racelles dans les Phanérogames. (Ann. Sc. Nat. 5^e série, 20, 1874).
74. JANSE, J. M., Les Sections annulaires de l'Ecorce et le Suc descendant (Ann. Jardin Botanique de Buitenzorg 13, 2. 1914).
- 74b. JANSE et DONATH, (Buitenzorg, (1926).
75. JUEL, H. O., Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Wurzeln. (Sv. V. Ak. Bih. Bd. q. 1884).
76. KARSTEN, H., Blumenentwicklung aus der Wurzelspitze (Flora 14: 232, 1861).
77. KEEBLE FRED., NELSON & SNOW, The Integration of Plant Behaviour II. The Influence of the Shoot on the Growth of Roots in Seedlings. (Pro. Roy. Soc. London B. 106 (743) 182—88, 1930).
78. KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen (Jena 1903 -- III. Biologisches Zentralblatt 1904).
79. KNIGHT, Ueber die Richtung der Jungen Wurzel und des Stengels bei der Keimung (1801).
80. — On the Action of detached Leaves of Plants (Philosoph. transactions. S. 289. nach. Voechting. 1878; 95, 1816).
81. — The Propagation of Fruit Tree stocks by Stem Cuttings (Journ. Pom. and Hort. Sci. 5: 248—266; 6: 47—60, 1926—27).
82. KNY, L., On Correlation in the Growth of Roots and Shoots (Ann. of Bot. 8: 265, 1894).
83. KRAUS, G., I. Das Wurzelsystem der Runkebruben. II. Untersuchungen über Bewurzelung der Culturpflanzen in Physiologischer und Cultureller Beziehung (Forsch. Agr. 15, 1892).
84. KRISHNAMURI, C. S., A Note on the development of adventitious roots from the petiole of the leaf of *Fittonia Verschoffeltii* (Journ. Indian. Bot. Soc. 9: 65, 1930).
85. KUPFER, Studies in Plant Regeneration (diss. New-York Mém. Torrey Bot. Club. 12, S. 195, 1907).
86. KUESTER E., Beiträge zur Kenntnis der Wurzel und Sprossbildung und Stecklingen (Jahrb. f. wiss. Bot. 40 S. 279, 1904).
87. LEMAIRE, A., Recherches sur l'Origine et le Développement des Racines latérales chez les Dicotylédones (Ann. d. sc. Nat. Bot. Sér. 7. 3. p, 163, 1886).
88. LESAGE, Contribution à la Physiologie des Racines (C. R. Paris 112, 1891).
89. LIVINGSTON, B. E., The Relation on the osmotic Pressure of the Cell Sap in Plants to arid Habitats (Plant world 14: 153—164, 1911).
90. LIVINGSTON & FREE, E. E., The Effect of deficient Soil Oxygen on the Roots of higher Plants (Johns Hopkins Univ. Circ. 293: 182—185, 1917).
91. LOEB, J., Influence of the Leaf upon Root Formation and Geotropic Curvature in the Stem of *Bryophyllum Calyc.* and Possibility of a Hormone Theory of these Processes (Bot. Gaz. 63. p. 25, 1917).

92. LOEB, J., Theory of Regeneration based on Mass Relation. III. Further Experiments on the cause of the Polar character of Generation (J. gen. Physiol. 6, 436, 1929).
93. LUNDEGARDH, H., Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbindung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus* (Arch. Entw. Mech. Organismen. 37 : 509—580, 1913).
94. MAC CALLUM, Regeneration of Plants (Bot. Gaz. 40 : 1905).
95. MANGIN, Origine et Insertion des Racines adventives et Modifications corrélées de la Tige chez les Monocotylédones. (Ann. Sc. Nat. 6^e série 14, 1882).
96. MARTIUS, Flora Brasiliensis. (40 volumes 1840/1906).
97. MASON et MASKELL, 1. Etudes sur le transport des substances azotées dans les plantes de Coton. (Ann. of Bot. 43, 1923).
2. Etudes sur le transport des carbohydrates dans les plantes de coton. (Ann. of Bot. 42. N^o. 165. 1928).
98. MATHEWS, Physiological Chemistry. (New-York 1925).
99. MER, E., Des modifications de structure subies par une feuille de Lierre âgée de 7 ans, détachée du rameau et enracinée (Bull. Soc. Bot. France 33. II, sér. 8: 136—141. 1886).
100. MONOYER, A., Anatomie de *Cocos botryophora* Mart. (Mém. Acad. Roy. Sc. Belg. 8, 1925).
101. ——— Contribution à l'Anatomie et à l'Ethologie des Monocotylées aquatiques. (Mém. Acad. Roy. Belg. Cl. d. Sc., 10, fasc. 3. 1928).
102. MOROT, L., Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. (Ann. des Sc. Nat. 5^e série, 20, 1885).
103. MULLAN, D. P., A Note on the Development of adventitious Roots from the Petioles of the Leaves of some Acanthaceae and Labiatae. (Journ. Ind. Bot. Soc. 10: 167—168. 1931).
105. NAEGELI, (Beiträge zur wissenschaft. Botanik, 4, p. 138. 1868).
106. NAUMAN, A., Zur Oekologie der Bewurzelung pontischer Stauden. (Beiheft des Bot. Zentralblatt 49. Festschrift de Drude).
107. NICOLAI, Das Wachstum der Wurzeln. (Schrift. d. phys. kon. Gesel. Königsberg 6. 1865).
108. OCHSE, Vegetables of the Dutch East Indies. (Depart. of Agricult. Industry and Commerce. Buitenzorg 1931).
109. PATROARDHAN, G. B., Some more Plants developing adventitious Roots from Leaves. (Journ. Ind. Bot. Soc. 10: 165—166. 1931).
110. PFEFFER, Pflanzenphysiologie. (2. Aufl., Bd. 1, p. 25).
111. PLETT, W., Untersuchungen über die Regenerationserscheinungen an Internodien. (Diss. Hambourg, 46, p. illus. 1921).
112. POPOFF, M. & GLEISBERG, W., Stimulation of Roots and Grafting of Cuttings. (Zellstimulation Forsch. I: 99—116. 1924).
113. PRANTL, K., Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermwurzeln. (Arb. des Bot. Int. in Wurzburg. Herausgegeben von J. Sachs. 4: 546—562).
114. PRAT et MALKOVSKY, Ursachen des Wachstum und der Zellteilung, (Protoplasma, 2, 1927 et 1931).
115. PRIESTLEY, J. H., Problema of vegetative propagation. (Journ. Roy. Hort. Soc. 51: 1—16 illus. 1926).
116. PRIESTLEY & SWINGLE, Vegetative Propagation from the Stand point of Plant Anatomy (U. S. Depart. Agric. Washington 151, 98 p. Techn. Bull. 1929).
117. RAPKINE, Sur les processus chimiques au cours de la division cellulaire. (Ann. Phys. et Psysichm. biolog. 7: 383. 1931).
118. REID, M. E., Quantitative relations of carbohydrates to nitrogen in determining growth response to Tomato Cuttings. (Bot. Gaz. 77: 404—418, 1924).

119. REID, M. E., Relation of kind of food reserves to regeneration in Tomato Plants. (Bot. Gaz. **77**: 103—110. 1924).
120. ——— Growth of Tomato in relation to stored carbohydrates and nitrogenous Compounds. (**13**: p. 548. 1926).
121. ——— Growth of Seedlings in light and in darkness in Relation to available Nitrogen and Carbon. (Bot. Gaz. **87**: p. 81. 1929).
122. REINKE, Untersuchungen über Wachstumsgeschichte der Phanerogamenwurzel. (Bot. Abhandlungen Hanstein I, p. 41. 1871).
123. ——— Untersuchungen zur Kenntniss des Rhizoms von *Corallorhiza* und *Epipogon*. (Flora **56**. 1873).
124. RIMBACH, Beiträge zur Physiol. der Wurzeln. (Ber. d. Bot. Gesell. B. **17**. 1899).
125. SACHS, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. 1882.
126. ——— Lectures on the Physiology of plants. (Eng. d. p. 521. 1887).
- 126b. SEUBERT, (1925).
127. SIMON, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. **40**: pp. 103—194).
128. SLEDGE, W. A., The rooting of woody cuttings considered from the standpoint of anatomy. (Journ. of Pom. and Hort. Sc. **8** (1) 1—22. 1930).
129. SMIRNOV, (Planta 1928).
130. SMIRNOV & POLIAKOVA & KROTOV, Influence des électrolytes sur l'exosmose des pigments de l'épiderme de *Allium Cepa*. (Journ. Soc. Bot. Russie Acad. Sc. U. R. S. S. **13**. 1928).
131. SMITH, E. F., The Origin of adventitious growths in *Coleus*. (Trans. Proc. Bot. Soc. Edimbourg **19**: 145—150. 1925).
132. ——— Mechanism of tumor growth in Crown gall. (Journ. of Agric. Res. **8**: 5, 165—186. 1917).
133. ——— The Reaction of the medium in relation to roots in *Coleus*. (Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburg **30**, Fasc. 1, p. 53—58. 1928).
134. SOEDING, H., Hormone und Pflanzenwachstum. (Beih. Bd. Centralbl. Festschrift Dundee **49**. 1932).
135. SWINGLE, CH., Graft Hybrids in Plants. (Journ. Heredity **18**: 73—94. ill. 1927).
136. ——— A physiological study of rooting and callusing in Apple and Willow. (J. Agric. Res. **39** (2), 81—128. 1929).
137. TAYLOR, W. R., On the Production of new cells formation in plants. (Contrib. Univ. Pensylv. Bot. Lab. **4**: 271—299. 1919).
138. TIMBERLAKE, H. G., Correlation of Growth of roots and shoots. (Ann. of Bot. **15**: 615. 1901).
139. TRECU, A., Recherches sur l'origine des racines. (Ann. Sc. Nat. Bot. (3). **6**: 303—345. illus. 1846).
140. TURPIN, P. J. F., Mémoire sur la possibilité d'obtenir un jour, à volonté, la reproduction d'un végétal phanérogame. (Ann. Sc. Nat. Bot. **23**: 5—31. 1831).
141. UBISCH, (Biologisches Centralblatt. 1930).
142. VAN DER LEK, H. A. A., Over de Wortelvorming van houtige Stekken. (Meded. Landbouwhooges. (Wageningen) v. 28—n^o 1, 230 p., illus. (English Summary p. 211—230. 1925).
- 142b. VAN DER WEY, (1931).
143. VAN TIEGHEM, Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. (Ann. d. Sc. Nat. 1871).
144. ——— Recherches sur la disposition des radicules et des bourgeons dans les racines des Phanérogames. (Ann. Sc. Nat. 7e série, **5**, 1887).
145. ——— Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. (Ann. Sc. Nat., série 7—8. 1889).

146. VIVARIO, R. & LECLOUX, J., Sur la formation de „Glutathion“ au cours de la croissance. (Arch. Intern. de Physiologie. Liège **32**, 1. 1930).
147. VOECHTING, H., Ueber Organbildung im Pflanzenreich I. (Bonn 1878).
148. — Ueber Transplantation im Pflanzenkörper. (Tubingen 1892).
149. — Ueber Regeneration und Polarität bei hoeheren Pflanzen. (Bot. Zeitg. **7**, 8, 1906).
150. VON MOHL, Principles of the Anatomy and Physiology of the vegetable Cell. (Trans. Arth. Henfrey, 1852).
151. VON MOHL, H., De Palmarum structura (1831). Grundzüge der Anat. und Physiol. der vegetabilischen Zelle 1851).
152. — Ueber den Bau der vegetabilischen Zellmembran Diss. 1837.
Ueber den Bau Ringgefäße. (Flora 1839, II); et Recherches sur la structure des vaisseaux annulaires. (Ann. des Sc. Nat. II^{ème} série t. XIV. 1840).
154. VON SCHRENK, H., Intumescence formed as a result of chemical stimulation. (Missouri Bot. Gard. **16**, 125—148, 1905).
155. WAKKER, J. H., Onderzoekingen over Adventieve Knoppen. (Diss. Amsterdam, 1885).
156. WARMING, Lagoa Santa.
(Denk Kongelige Danske vid. sels. Skrifter **6**, 1892).
157. — Une Excursion aux Montagnes du Brésil. (La Belgique Horticole — Liège **33** p. 50 1883).
158. WEAVER & BRUNER, Root development of Vegetable Crops. (Mc. Gr. Hill. Book 1927).
159. WEAVER, J. E., Root development of Field Crops. (Mc. Graw Hill. Book 1926).
160. WEHNELT, B., Untersuchungen über das Wundhormone der Pflanzen. (Jahrb. f. wissenschaftliche Bot. **66**: 773—813, 1927).
161. WELLENSIEK S. J. Voorloopige Aanteekening over het stekken van Thee. (Berg cultures, 5^{ème} année, 6 juin 1932, p. 621).
162. WENT, F. W., Wuchsstoff und Wachstum. (Thèse de l'Univ. d'Utrecht, 1928).
163. — On a substance causing rootformation (Proceed. Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam **32**. 1929).
164. WENT, F. A. F. C., Ueber wurzelbildende Substanzen bei *Bryophyllum calycinum*. Salisb. (Zeitschrf. f. Bot. **23**: 19, 1930).
165. WETTSTEIN, F., Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotylen Sumpf- und Wasserpflanzen. (Beih. Bot. Centralbl. Bd. **20**, Abt. 2, S. 1, 1906).
166. WILSON, C. L., Adventitious roots and shoots in an introduced weed. (Bull. of Torr. Bot. Club. **54**: 35—38. illus. 1927).
167. YARBROUGH, Anatomical and development studies of the foliar embryos of *Bryophyllum Calycinum* Ann. J. of Botany N^o. 6, **19**, Juin. 1932).
168. ZEHENDER, S. M., Ueber Regeneration und Richtung der Seitenwurzeln. (Flora **117**: 301—343, 1924).
169. ZIMMERMAN, P. W., Recent investigations regarding seeds, seed germination and root growth in cuttings (Flora. **62**, Aug. 7 et 14. 1926).
170. — Observations on root growth from cuttings. (Journ. New-York. Bot. Gard. **32**: 96—97 1931).
171. — Oxygen requirements for root growth of cuttings in water. (Amer. Journ. of Bot. **17**, 842. 1930).
172. ZIMMERMAN & HICHTCOCK,
(Am. Journal of Botany **16**, 1929).
173. — Root formation and flowering of *Dahlia* cuttings when subjected to different day lenghts (Bot. Gazette **87**: 1—13, 1920).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Photo 1. Segments de tige de *Bryophyllum calycinum*.

„ 2. Germinations de *Zea Mais*.

PLANCHE II.

Photo 3. Plantules de *Impatiens Balsamina*.

„ 4. Hampe florale pendante de *Chlorophytum comosum*.

PLANCHE III.

Errata

Les planches comportant les photos de 5 à 38 sont erronément numérotées dans l'index.

Les diagrammes figurent dans le texte.

Au lieu de planche V, lire planche III; au lieu de planche VI, lire planche IV et ainsi de suite.

Photo 13. Arbre avec longues racines aériennes.

„ 14. Branche horizontale de *Ficus elastica*.

PLANCHE XII.

Photo 15. *Ficus elastica* à tronc incliné.

„ 16. Ancienne plantation de *Ficus elastica*.

PLANCHE XIII.

Photo 17. *Ficus benjamina* avec racines adventives.

„ 18. *Ficus benjamina* avec très grosses racines adventives.

PLANCHES XIV.

Photo 19. *Ficus benjamina* avec très fines racines adventives.

„ 20. *Pandanus labyrinthus*, jardin botanique de Buitenzorg.

PLANCHE XV.

Photo 21. *Hibiscus tiliaceus* sur une dune

„ 22. *Pandanus tectorius*, jardin botanique de Buitenzorg.

PLANCHE XVI.

Photo 23. *Pandanus tectorius* dont la tige a été cassée.

„ 24. Tige de *Cocos nucifera* au bord d'un fossé, à Bali.

PLANCHE XVII.

Photo 25. *Iriartea exorrhiza* avec racines-échasses, jardin botanique de Rio de Janeiro.

PLANCHE XVIII.

Photo 26. Racines-échasses du même palmier que Photo 25.

„ 27. *Scirpus paradoxus*, campo pierreux du Brésil central.

PLANCHE XIX.

Photo 28. Velloziacées dans les campos pierreux du Brésil central.

„ 29. *Alsophila* sp., volcan de Java.

PLANCHE XX.

Photo 30. Tronc d'*Alsophila* couvert d'un duvet épais de racines.

„ 31. *Sonneratia alba* et racines respiratoires.

PLANCHE XXI.

Photo 32. *Taxodium distichum*, plaine du Mississipi.

„ 33. *Bruguiera* sp. avec racines en genou, dans les mangroves du Kinderzee, à Java.

PLANCHE XXII.

Photo 34. *Sonneratia alba* avec racines de base dégagées de la boue.

„ 35. Association en bordure d'une mangrove à marée basse.

PLANCHE XXIII.

Photo 36. *Rhizophora Mangle*, à Rio de Janeiro.

„ 37. *Rhizophora mucronata*, mangroves de Tandjong Priok, Batavia.

PLANCHE XXIV.

Photo 38. *Rhizophora Mangle* en Amazonie, tronc incliné.

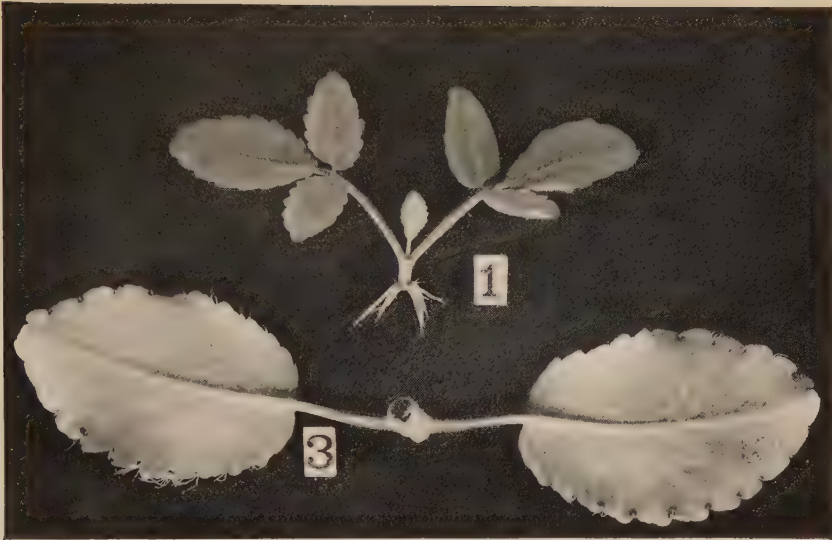


Photo 1.

Cliché R. Bley.

Bryophyllum Calycinum, segments de tige: 1, sommet, racines sur tige et pas aux dents des feuilles; 3, base, pas de racines sur tige, mais aux dents des feuilles. Dans 1, le sommet de la tige a été maintenu; on verra qu'il ne joue aucun rôle dans la néoformation des racines. (Conclusion 21.)



Photo 2.

Cliché R. Bouillenne.

Germination de *Zea Mays*; nombreuses racines aux nœuds inférieurs de la tige; aucune racine sur l'hypocotyle en voie de lignification spontanée et rapide.

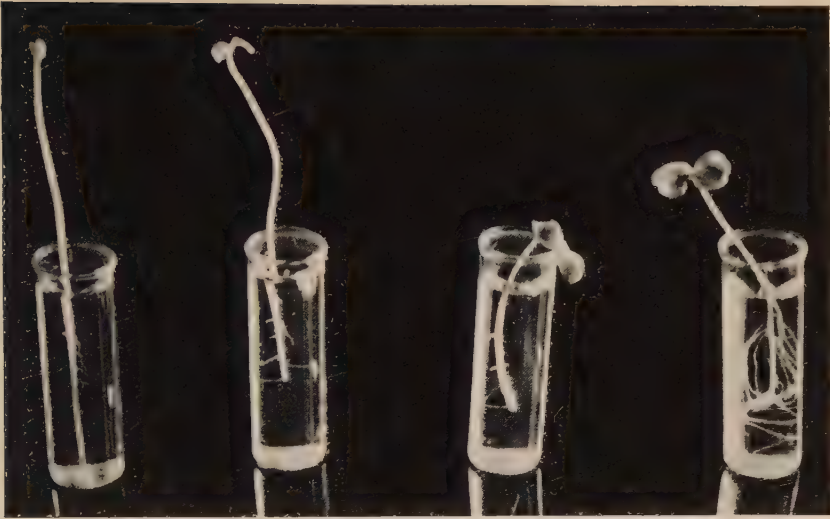


Photo 3.

Cliché R. Bouillenne.

Diverses plantules de Balsamine de même âge montrant quelques aspects des cotylédons à la lumière du laboratoire: à dr., type I, avec beaucoup de racines; à g., type IV, avec très peu de racines.



Photo 4.

Cliché R. Bouillenne.

Hampe florale pendante de *Chlorophytum comosum*: parmi les fleurs, apparaissent des bourgeons foliacés, à la base desquels se forment des racines secondairement, dès que les feuilles deviennent grandes.



Photo 5.

Branches pendantes d'*Acalypha* entièrement couvertes de germes de racines.

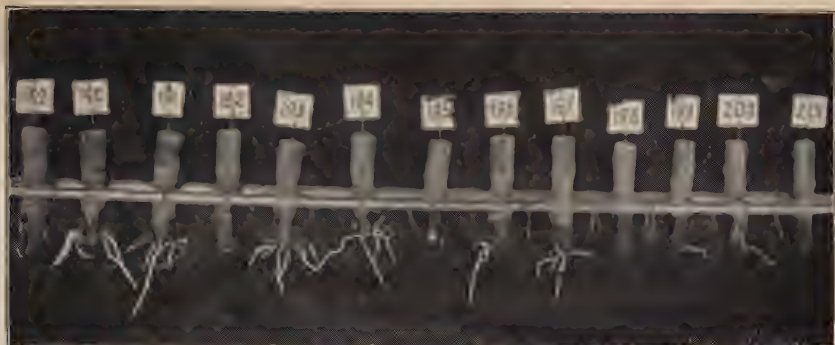


Photo 6.

Cliché F. Went.

Préparation des boutures provenant d'une même branche d'*Acalypha*.
A g. partie basale.



Photo 7.

Cliché F. Went.

Greffe d'une feuille d'*Acalypha* sur un segment basilaire
d'un rameau de la même plante (voir p. 117). (La feuille
est la deuxième en commençant par le sommet).



Photo 8.

Cliché F. Went.

Influence de l'extrait de feuilles d'*Acalypha* sur segments d'*Acalypha*, (A, un sommet de tige avec 3 feuilles est greffé).



Photo 9.

Cliché F. Went.

Néoformation de germes de racines après retournement
des boutures.

No. 32 a été inversé puis remis la base dans l'eau;
No. 13 témoin. La seule différence réside dans le fait
que le 13 est en avance.



Photo 10.

Cliché R. Bouillenne.

Opuntia fulgida, en fruits (exemple de diaphyse, chapelets de fruits de couleur verte). Ces fruits sont capables de se bouturer par néoformation de racines sur le péricarpe; dans le désert de l'Arizona, près de Tucson (U. S. A.); mai 1927.



Photo 11.

Cliché R. Bouillenne.

Entrée du Jardin Botanique de Buitenzorg et magnifique allée de *Canarium edule*. Ces arbres centenaires sont couverts de lianes et d'épiphytes (Aracées, Orchidacées, *Freycinetia*, etc.) dont les nombreuses racines aériennes pendent au-dessus du chemin; mai 1931.



Photo 12.

Cliché R. Bouillenne.

Allée des *Canarium* du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vue prise dans la direction du palais du Gouverneur Général; mai 1931.



Photo 13.

Cliché R. Bouillenne.

Dans un jardin, à Sabang (île au Nord de Sumatra); arbre dont les branches sont couvertes de très longues racines aériennes; décembre 1931.



Photo 14.

Cliché R. Bouillenne.

Branche horizontale de *Ficus elastica* s'allongeant au-dessus d'un marécage, en lisière de la forêt vierge de Panti; Sumatra, près de Fort de Kock; novembre 1931.



Photo 15.

Cliché R. Bouillenne

Ficus elastica planté au bord d'une route; tronc légèrement incliné, soutenu par de nombreuses racines adventives. Lisière de la forêt vierge réservée de Panti, près de Fort de Kock, Sumatra; novembre 1931.



Photo 16.

Cliché P. Bouillenne.

Ancienne plantation de *Ficus elastica* établie naguère par les indigènes en vue de l'exploitation du latex — aujourd'hui on remplace cet arbre par *Hevea brasiliensis*. A la faveur de l'abattage, les racines adventives sont très visibles; Kepajang, Sumatra; novembre 1931.



Photo 17.

Cliché R. Bouillenne

Ficus benjamina, avec nombreuses racines adventives; sur une place publique à Colombo; mars 1931.



Photo 18.

Cliche R. Bouillenne.

Ficus benjamina avec très grosses et longues racines adventives partant de la fourche des grosses branches; arbre sacré, dans un village de l'île de Bali; octobre 1931.



Photo 19.

Cliché R. Bouillenne.

Dans la cour d'un hôtel, *Ficus benjamina*, avec innombrables et minces racines adventives, descendant des plus hautes branches, et n'atteignant ordinairement pas le sol par suite du passage des habitants et des autos. À g., le Dr. Booberg; à dr., garages; Pasœrcœan; octobre 1931.



Photo 20.

Cliché R. Bouillenne.

À dr., *Pandanus labyrinthicus* dans le jardin botanique de Buitenzorg. Enchevêtrement impénétrable de racines-échasses qui apparaissent particulièrement nombreuses sur les tiges et les racines horizontales: à g. *P. tectorius*; juin 1931.



Photo 21.

Cliché R. Bouillenne

Hibiscus tiliaceus sur dune plate (*restinga*) en association avec *Terminalia Catappa*, *Calophyllum inophyllum*. A l'avant plan, le haut de la plage; au centre, les branches retombantes de *H. tiliaceus* s'enracinant dans le sable; Wynkoops Baai, côte occidentale, Java; juin 1931.



Photo 22.

Cliché R. Bouillenne.

Au centre, *Pandanus tectorius*; jardin botanique de Buitenzorg. Des racines-échasses nouvelles se montrent sur les tiges latérales un peu au-dessus de leur jonction avec la tige principale; à l'avant plan, à dr. *P. papuanus*; juin 1931.



Photo 23.

Cliché R. Bouillenne

Pandanus tectorius, dont la tige a été accidentellement abattue; une ramification s'est développée et, à la base de celle-ci, près de la jonction avec la tige principale, de nouvelles racines-échasses ont apparu; à g., le Dr. FRITZ WENT, Directeur du Treub Laboratorium; Jardin Botanique de Buitenzorg; juin 1931.



Photo 24.

Cliché R. Bouillenne.

Tige de *Cocos nucifera* replanté au bord d'un fossé le long d'une rue, dans un village à Bali. Les conditions favorables du nouveau terrain ont provoqué chez ce Cocotier un brusque élargissement du diamètre. A ce niveau de multiples germes de racines apparaissent; Den Passer, Bali; octobre 1931.



Photo 25.

Cliché Campos Porto.

Iriartea exorrhiza Mart., au Jardin Botanique de Rio de Janeiro, montrant les „racines-échasses” qui apparaissent à divers niveaux” de la base du stipe.



Cliché
R. Bouillenne

Photo 26. Racines-échasses, d'*Iriartea exorrhiza*. La base du stipe est très mince; le poids du tronc est porté par les grosses racines couvertes d'innombrables racines adventives avortées, terminées en épines. Il ne se forme pas de grosses racines au-dessus du niveau de la tige où le diamètre est devenu constant; Amazonie, Gurupa, 16-3-23.



Photo 27. *Scirpus paradoxus*, individu arraché du Campo pierreux de Itauajury (Bas-Amazone). On voit le manchon des gaines foliaires anciennes entourant la tige; les nombreuses hampes portant les épis et les feuilles de l'échantillon ci-contre rapporté en Belgique, sont serrées les unes contre les autres à la suite du transport. Dans le bas, les racines; mars 1923.

Cliché R. Bouillenne.

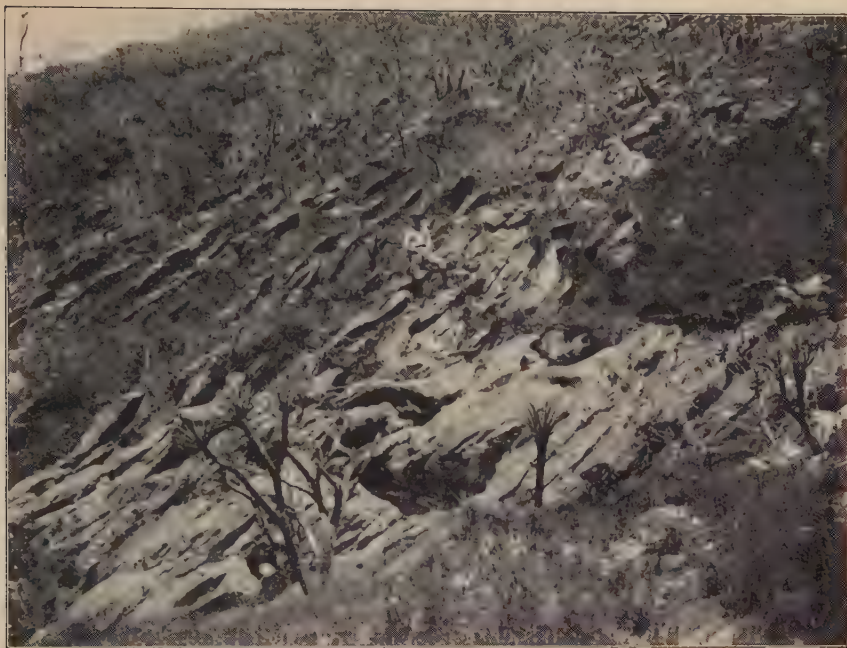


Photo 28.

Cliché R. Bouillenne.

Velloziacées dans les Campos pierreux du Brésil Central; Serra do Ouro Branco; au centre, le Dr. Campos Porto; novembre 1922.



Photo 29.

Cliché R. Bouillenne.

Alsophila sp., fougère arborescente sur les flancs du volcan Papandajan, vers 2.000 m. d'altitude. Tiges entièrement recouvertes de courtes racines; Java; septembre 1931.



Photo 30.

Cliché R. Bouillenne.

Tronc de *Alsophila* sp. couvert d'un duvet épais de racines plus ou moins courtes. Papandajan (altitude 2400 m.); Java; septembre 1931.



Photo 31.

Cliché R. Bouillenne.

Sonneratia alba et racines respiratoires sortant de la boue d'un marigot; vue prise à marée basse, dans les mangroves de Tandjong Priok; Batavia; juillet 1931.



Photo 32.

Cliché R. Bouillenne.

Taxodium distichum avec racines respiratoires; dans les „dark swamps” de la plaine du Mississippi; Bogalousa; avril 1927.



Photo 33.

Cliche R. Bouillenne.

Dans la boue des mangroves du Kinderzée (île de Nousa Kambangan); racines en genou de *Bruguiera* sp. (à dr.), (à g.) jeunes plantes de *Nipa*; Java; septembre 1931.



Photo 34.

Cliché R. Bouillenne.

Sonnerat alba, dont les racines ont été accidentellement dégagées de la boue par l'érosion [du bord d'un marigot. Au loin, plantation indigène de *Cocos nucifera*; Tandjong Priok, Batavia; juillet 1931.



Photo 35.

Cliché R. Bouillenne.

Association en bordure d'une mangrove, à marée basse; à g. *Bruguiera* avec les genoux radiculaires et les nombreuses ramifications des racines à la retombée vers l'eau; au centre, jeune *Nipa*; à dr., *Rhizophora mucronata*, avec racines-échasses, individus jeunes; Noesa Kambangan, Java; septembre 1931.



Photo 36.

Cliché R. Bouillenne.

Rhizophora [Mangle] sur la plage d'une île dans la baie de Rio de Janeiro, parmi les blocs de gneiss détachés du rocher. On voit que les racines-échasses, issues, d'une part, de la jonction des ramifications des branches et d'autre part, du niveau de la marée montante, croissent d'abord à peu près horizontalement et ne se ramifient que plus bas sous une certaine épaisseur d'eau. Les plus fortes marées sont marquées, à dr. sur la paroi d'un bloc de gneiss; Rio; août 1922.



Photo 37.

Cliché R. Bouillenne.

Rhizophora mucronata, racines-échasses et semis de plantules récemment tombées des arbres, marée basse; Batavia; juillet 1931.



Photo 38.

Cliché R. Bouillenne.

Région des furos du delta de l'Amazone. *Rhizophora Mangle*. Plage de boue à demi-recouverte par la marée montante. Arbre dont le tronc est incliné. Le plus grand nombre de racines et de ramifications radiculaires apparaît un peu au-dessous du niveau atteint par la marée haute; janvier 1923.

